This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Acerca de este libro

Esta es una copia digital de un libro que, durante generaciones, se ha conservado en las estanterías de una biblioteca, hasta que Google ha decidido escanearlo como parte de un proyecto que pretende que sea posible descubrir en línea libros de todo el mundo.

Ha sobrevivido tantos años como para que los derechos de autor hayan expirado y el libro pase a ser de dominio público. El que un libro sea de dominio público significa que nunca ha estado protegido por derechos de autor, o bien que el período legal de estos derechos ya ha expirado. Es posible que una misma obra sea de dominio público en unos países y, sin embargo, no lo sea en otros. Los libros de dominio público son nuestras puertas hacia el pasado, suponen un patrimonio histórico, cultural y de conocimientos que, a menudo, resulta difícil de descubrir.

Todas las anotaciones, marcas y otras señales en los márgenes que estén presentes en el volumen original aparecerán también en este archivo como testimonio del largo viaje que el libro ha recorrido desde el editor hasta la biblioteca y, finalmente, hasta usted.

Normas de uso

Google se enorgullece de poder colaborar con distintas bibliotecas para digitalizar los materiales de dominio público a fin de hacerlos accesibles a todo el mundo. Los libros de dominio público son patrimonio de todos, nosotros somos sus humildes guardianes. No obstante, se trata de un trabajo caro. Por este motivo, y para poder ofrecer este recurso, hemos tomado medidas para evitar que se produzca un abuso por parte de terceros con fines comerciales, y hemos incluido restricciones técnicas sobre las solicitudes automatizadas.

Asimismo, le pedimos que:

+ *Haga un uso exclusivamente no comercial de estos archivos* Hemos diseñado la Búsqueda de libros de Google para el uso de particulares; como tal, le pedimos que utilice estos archivos con fines personales, y no comerciales.

+ *No envíe solicitudes automatizadas* Por favor, no envíe solicitudes automatizadas de ningún tipo al sistema de Google. Si está llevando a cabo una investigación sobre traducción automática, reconocimiento óptico de caracteres u otros campos para los que resulte útil disfrutar de acceso a una gran cantidad de texto, por favor, envíenos un mensaje. Fomentamos el uso de materiales de dominio público con estos propósitos y seguro que podremos ayudarle.

+ *Conserve la atribución* La filigrana de Google que verá en todos los archivos es fundamental para informar a los usuarios sobre este proyecto y ayudarles a encontrar materiales adicionales en la Búsqueda de libros de Google. Por favor, no la elimine.

+ *Manténgase siempre dentro de la legalidad* Sea cual sea el uso que haga de estos materiales, recuerde que es responsable de asegurarse de que todo lo que hace es legal. No dé por sentado que, por el hecho de que una obra se considere de dominio público para los usuarios de los Estados Unidos, lo será también para los usuarios de otros países. La legislación sobre derechos de autor varía de un país a otro, y no podemos facilitar información sobre si está permitido un uso específico de algún libro. Por favor, no suponga que la aparición de un libro en nuestro programa significa que se puede utilizar de igual manera en todo el mundo. La responsabilidad ante la infracción de los derechos de autor puede ser muy grave.

Acerca de la Búsqueda de libros de Google

El objetivo de Google consiste en organizar información procedente de todo el mundo y hacerla accesible y útil de forma universal. El programa de Búsqueda de libros de Google ayuda a los lectores a descubrir los libros de todo el mundo a la vez que ayuda a autores y editores a llegar a nuevas audiencias. Podrá realizar búsquedas en el texto completo de este libro en la web, en la página `http://books.google.com`

EXCHANGE

SIGILLVM · VNIVERSITATIS · CALIFORNIENSIS
FIAT LVX
MDCCCLXVIII
EX LIBRIS

BIOLOGY
LIBRARY
G

APR 23 1909

TRAVAUX

DU

LABORATOIRE DE RECHERCHES BIOLOGIQUES

DE L'UNIVERSITÉ DE MADRID

(SUITE DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRAFICA»)

PUBLIÉS PAR

S. RAMÓN CAJAL

Professeur à la Faculté de Médecine de Madrid.

TOME VI

(XI DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA»)

Fascicules 1° et 2° = Juin, 1908

MADRID

IMPRIMERIE ET LIBRAIRIE DE NICOLAS MOYA

Garcilaso, 6, y Carretas, 8.

1908

SOMMAIRE

TRAVAUX ORIGINAUX

S. R. Cajal: Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux.

S. R. Cajal: L'hypothèse de la continuité d'Apathy. Réponse aux objections de cet auteur contre la doctrine neuronale.

Pi Suñer: Sur une nouvelle méthode de localisation physiologique dans les centres nerveux.

TRAVAUX

DU

LABORATOIRE DE RECHERCHES BIOLOGIQUES

DE L'UNIVERSITÉ DE MADRID

(SUITE DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA»)

PUBLIÉS PAR

S. RAMÓN CAJAL

Professeur à la Faculté de Médecine de Madrid.

TOME VI

(XI DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA»)

UNIV. OF CALIFORNIA

MADRID

IMPRIMERIE ET LIBRAIRIE DE NICOLAS MOYA

Garcilaso, 6 y Carretas, 8

1908

QH301
M3
v.6-7
BIOLOGY
LIBRARY
G

INDEX DU TOME VI

Pages.

S. R. Cajal: Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. (Avec 9 gravures) 1

S. R. Cajal: L'hypothèse de la continuité d'Apathy. Réponse aux objections de cet auteur contre la doctrine neuronale. (Avec 12 gravures) 21

A. Pi Suñer: Sur une nouvelle méthode de localisation physiologique dans les centres nerveux 91

N. Achúcarro: Sur la formation de cellules à bâtonnet (Stäbchenzellen) et d'autres éléments similaires dans le système nerveux central. (Avec 12 gravures) 97

S. R. Cajal: Les conduits de Golgi-Holmgren du protoplasma nerveux et le réseau péricéllulaire de la membrane. (Avec 6 gravures) 123

S. R. Cajal: Sur la signification des cellules vaso-formatives de Ranvier. Quelques antécédens bibliographiques ignorés des auteurs. (Avec un gravure) 137

S. R. Cajal: El ganglio intersticial del fascículo longitudinal posterior en el hombre y diversos vertebrados. (Con 5 grabados).... 145

S. R. Cajal: Terminación periférica del nervio acústico de las aves. (Con 8 grabados) 161

S. R. Cajal: Los ganglios centrales del cerebelo de las aves. (Con 6 grabados) 177

S. R. Cajal: Les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux. (Avec 7 gravures et une planche) 195

Umberto Rossi: Per la rigenerazione dei neuroni. (Avec 17 gravures) 227

275025

SUR UN NOYAU SPÉCIAL DU NERF VESTIBULAIRE DES POISSONS ET DES OISEAUX

PAR

S. RAMON CAJAL

Professeur d'histologie à la Faculté de Médecine de Madrid.

I

LES GANGLIONS VESTIBULAIRES DES OISEAUX

Il resulte des travaux, en grande partie concordants, de Brandis (1), Wallenberg (2), Deganello (3) et Edinger (4), que le nerf vestibulaire des oiseaux (*portion antérieure du nerf acoustique d'Edinger*) se termine dans les noyaux suivants:

1. Dans une aire bulbaire étendue située en avant des ganglions terminaux du nerf cochléaire et designée *champ acoustique*. Ce champ, qui correspond à peu près au ganglion de Deiters des mammifères, se prolongerait en bas jusqu'au voisinage de la moelle épinière.

2. Dans un *noyau dorsal* à section triangulaire placé sur le voisinage du raphé et limité en arrière par le plancher du ventricule. Cet amas gris existe aussi chez les mammifères où il prend la même designation.

3. Dans l'écorce du cervelet, ainsi que dans certaines masses grises siégeant sur le territoire de passage cérébéllo-bulbaire et homologues probablement au ganglion de Bechterew des mammifères.

4. Enfin dans le noyau du nerf moteur oculaire externe.

Mr. Wallenberg, qui a bien étudié sur le pigeon la terminaison de la 8e paire en s'aidant de la méthode de Marchi, insiste particulièrement sur l'éxistence de fibres vestibulaires directes, qui passeraient d'abord en avant du fascicule longitudinal postérieur, pour aller ensuite à la substance réticulaire du cordon antérieur et à la partie marginale du cordon

(1) *Brandis:* Untersuchungen ueber das Gehirn der Vögel. II. Ursprung der Nerven des Medulla oblongata. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 48. 1895.

(2) *Wallenberg:* Ueber centrale Endstätten des Nervus octavus der Tauben *Anat Ann.*, n° 4 u 5, 1900.

(3) *Deganello:* Asportazione dei canali semicircolari: degenerazioni consecutive nel bulbo e nel cerveletto. *Rev. exper. di Fren.* Vol. 29, 1899.

(4) *Edinger:* Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. &. 6. Auf. Bd. II. Leipzig, 1908.

antéro-latéral et dévenir finalement descendantes. Il soutient aussi que les fibres entrant dans la constitution du cervelet seraient des fibres radiculaires directes; leur terminaison se ferait dans les masses grises centrales de cet organe. Enfin, ce savant mentionne encore une voie directe descendante qui, en marchant en direction sagitale dans le prolongement inférieur du champ acoustique, atteint en bas le territoire où le plancher ventriculaire se ferme pour devenir le canal épendymaire.

En ce qui concerne le caractère collatéral ou terminal de ces fibres vestibulaires directes, les auteurs ne nous renseignent pas suffisamment. Ils semblent méconnaître que chez les oiseaux (1) nous avons prouvé il y a longtemps que les fibres radiculaires du nerf vestibulaire se bifurquent de même que celles des mammifères, en donnant origine à une branche ascendante destinée au cervelet et à une branche descendante qui se ramifie dans le champ acoustique et dans le noyau dorsal.

Nos dernières recherches sur les ganglions vestibulaires des téleostéens faites à l'aide du procedé de l'argent réduit ont révélé l'existence d'un noyau superficiel de substance grise qui se caractérise par une façon très singulière de connexion avec les fibres radiculaires de la 8e paire. Ayant ensuite porté nos observations sur les oiseaux, nous avons constaté que ce ganglion existe aussi chez ces animaux, où il est fort bien développé et se prête particulièrement à une bonne analyse structurale.

Nous montrons dans la figure 1 une coupe transversale du bulbe d'un oiseau (milan de quelques jours) reproduissant l'ensemble des ganglions vestibulaires. Remarquons d'abord un amas de substance grise disseminée entre les tiges des fibres radiculaires, avant que celles-ci se divisent en branche ascendante et descendante, et formé par des neurones très volumineux disposés en séries parallèles. En raison de sa situation très superficielle nous appellerons ce ganglion vestibulaire: *noyau tangentiel* ou *intercalaire*. Bien limité du côté superficiel qui est representé pas le plan d'émergence du nerf, il se sépare aussi du côté profond, siège d'autres masses grises et particulièrement du noyau de Deiters, au moyen d'un plexus résultant presque exclusivement du mélange et de l'entrecroisement des tiges radiculaires.

Le *noyau intercalaire* est fragmenté en séries linéaires par les faisceaux radiculaires du nerf, entre lesquels apparaissent aussi des faisceaux longitudinaux de la substance blanche du bulbe. Ovoïdes, fusiformes ou globuleux, ses neurones affectent une taille considérable et

(1) *Cajal*: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo, &. *Anal. de la Sociedad esp. de Historia natural*. 2.a serie. Tom. III, 1894.
— Véase también: Textura del sistema nervioso del hombre y vertebrados. Tom. II, págs. 166 y siguientes, 1904.

fixent très énergiquement l'argent colloïdal. Ils sont orientés en sens radial et possèdent deux ou un plus grand nombre de dendrites qui marchent en directions variées. Ces prolongements n'altèrent pas beaucoup la morphologie générale du soma — ovoïde ou globuleuse — et semblent s'étendre exclusivement dans les limites du territoire focal.

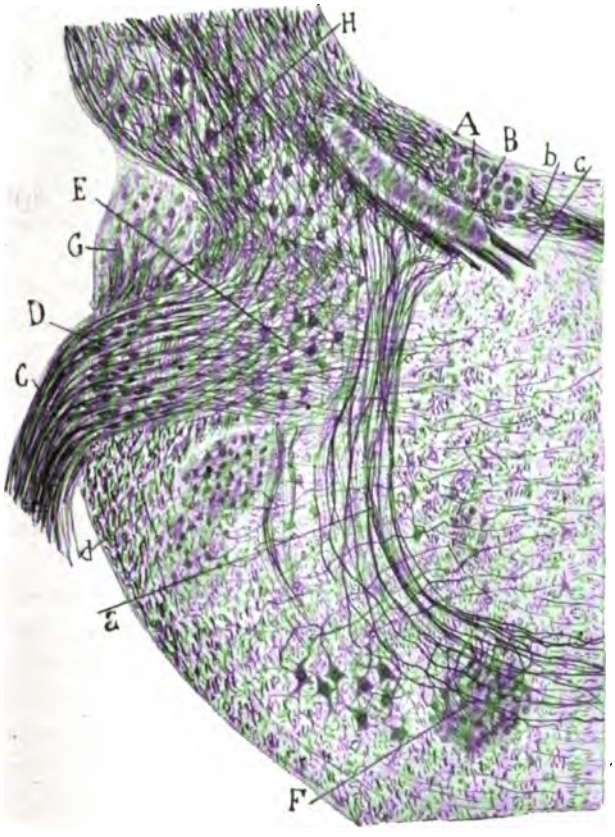


Fig. 1. — Morceau d'une coupe transversale de la région acoustique bulbaire d'un oiseau âgé de quelques jours (milan). — A, noyau acoustique à grosses cellules; B, noyau lamellaire; C, nerf vestibulaire; D, ganglion tangentiel; E, noyau de Deiters.

Quant à l'axone, très robuste et rectiligne, il part constamment du côté interne du corps cellulaire, longe parallèlement les faisceaux radiculaires avec lesquels il se mêle, enfin il se laisse poursuivre jusque dans le noyau de Deiters, où il se sustrait à l'observation se perdant dans le plexus inextricable de ce territoire bulbaire (fig. 2, *a*).

Chez les oiseaux, nous n'avons pas réussi, à cause de cette complication fibrillaire, à surprendre l'issue des prolongements nerveux du noyau

tangentiel; mais, ainsi que nous le verrons bientôt, chez les poissons on peut très facilement constater qu'ils forment une voie secondaire croisée se rendant à la partie antérieure de la substance réticulaire blanche, où ils constituent un système descendant, allant jusqu'à la moelle épinière.

Terminaisons des branches vestibulaires dans le noyau tangentiel. — Ces terminaisons constituent le trait le plus caractéristique du noyau tangentiel, la propriété qui permet de reconnaître très facilement ce dernier dans les préparations au nitrate d'argent. En général, le rapport entre les neurones du noyau tangentiel et les fibres radiculaires du nerf vestibulaire s'établit au moyen d'une excroissance ou branche grosse, courte, naissant à angle aigu du trajet des axons afférents, et garnie souvent de quelques branchilles, qui, de même que le bout de l'excroissance, embrassent très intimement le contour du protoplasma neuronal. D'ailleurs, ce singulier mode de liaison, qui rappelle celui des calices de Held du corps trapézoïde, offre des variantes que l'on peut apprécier dans la figure 2.

Une des dispositions les plus frequentes est reproduite en A : une branche très grosse émanée de la tige radiculaire, se dilate brusquement en disque concave et s'applique à la surface du soma qu'il contourne dans une étendue variable. Souvent irrégulier et comme déchiqueté, le contour du disque terminal donne origine à quelques appendices secondaires qui entourent fort étroitement le protoplasma neuronal (*e*). D'autrefois, la branche vestibulaire se résout, à distance du soma, en un bouquet de filaments divergeants entrant en contact avec la membrane cellulaire (figure 2, *c*). Parfois, la dite branche affecte la forme d'un crochet qui embrasse une partie du soma sur lequel elle étale aussi quelques ramuscules pâles secondaires (fig. 2, *d*). Enfin, il n'est pas rare que la branche vestibulaire fasse défaut, l'organe de transmision se reduisant à une masse ou à une dilatation locale placée au niveau du contact de la fibre radiculaire avec la surface neuronale. Quand cela arrive, on note que la fibre vestibulaire longe très étroitement le protoplasma ganglionnaire qui offre parfois une gouttière afin d'assurer un contact très intime (fig. 2, D, F).

Après avoir formé leur excroisance ou branche de connexion, les fibres vestibulaires continuent leur trajet vers la frontière profonde du noyau tangentiel, se perdant ensuite dans l'épaisseur du ganglion de Deiters. Il est très facile de constater qu'un grand nombre de fibres vestibulaires, lors de leur arrivée au noyau de Deiters, se divisent en branche ascendante et en branche descendante.

En comparant le nombre de fibres vestibulaires parvenues à ce dernier ganglion, avec celui des conducteurs pourvus d'excroissances ou de ter-

minaisons dans le noyau tangentiel, on arrive facilement à reconnaître que seulement une partie des fibres radiculaires (peut-être $^1/_2$e ou $^1/_4$e) entre en connexion avec la dite station vestibulaire. La majorité des fibres constituent des faisceaux compacts, qui traversent le ganglion sans y

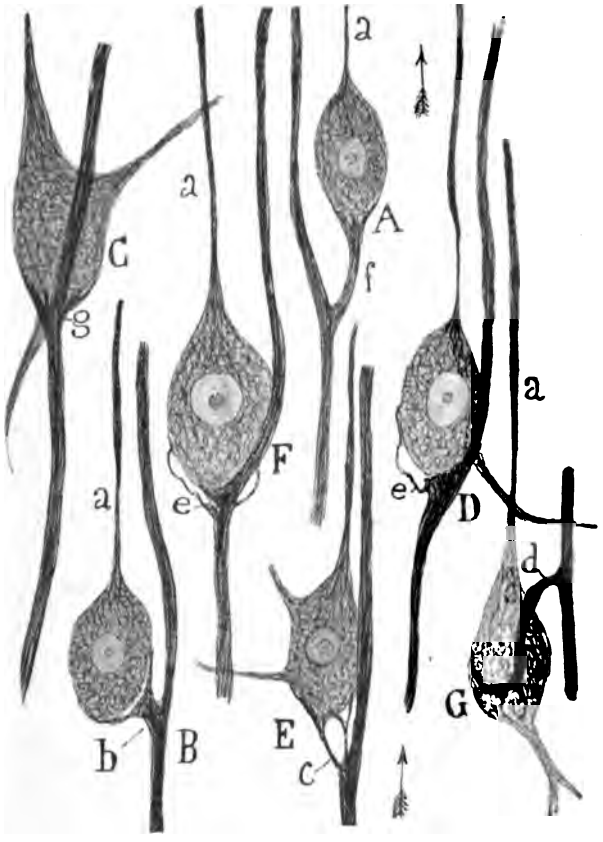


Fig. 2. — Cellules du *noyau tangentiel* des oiseaux (milan âgé de quelques jours). — A, B, C, D, cellules recevrant une excroissance terminale; *a*, axone de ces neurones; *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, diverses dispositions de la branche de connexion emise par les tubes du nerf vestibulaire.

émettre des branches collatérales ni terminales. C'est seulement dans le térritoire du noyau de Deiters, qu'une quantité considérable de conducteurs montre la bifurcation bien connue.

Cette division en branche ascendante et descendante porte elle aussi sur les fibres radiculaires reliées au foyer tangentiel? Rien de precis peut-on repondre à cette question; le nombre considérable de conducteurs vestibulaires et la difficulté de poursuivre totalement leur itinéraire rend dif-

ficile de savoir avec certitude si, à ce point de vue, les fibres pourvues d'excroissances collatérales se comportent d'une façon spéciale. Néanmoins, en tenant compte que chez les poissons ces mêmes conducteurs manquent tout à fait de bifurcation, il nous semble très probable que chez les oiseaux aussi bien que chez les téléostéens, l'excroissance ou appendice de connexion destinée au noyau tangentiel représente la branche ascendante de la division des racines vestibulaires des mammifères.

II

GANGLION TANGENTIEL DU NERF VESTIBULAIRE DES POISSONS ET QUELQUES DONNÉES SUR LES AUTRES GANGLIONS ET LES VOIES VESTIBULAIRES

Nous ne nous occuperons pas ici de la morphologie générale du labyrinthe des poissons bien connue aujourd'hui grâce aux recherches de Scarpa, Breschet, Seifensand, Max. Schultze, Leidig, Hartmann, Lang, Hasse et surtout à celles très complètes et consciencieuses de G. Retzius. Nous nos bornerons seulement à rappeler quelques données bien établiés sur la disposition du labyrinthe des téleostéens, que nous emprunterons à l'œuvre classique du grand anatomiste suédois (1).

L'appareil auditif des poissons (*Perca fluviatilis*, *Mullus barbatus*, *Lophius piscatorius*, &), se compose de trois canaux semicirculaires: *antérieur*, *postérieur* ou transversal, et *externe* ou horizontal, ainsi que de deux amples cavités basilaires: *l'utriculus* et le *sacculus*. Ce dernier diverticule qui est la plus inférieure et espacieuse des cavités labyrintiques, renferme, outre la grande *tache acoustique sacculaire*, une papille nerveuse spéciale la *papilla ac. lagenæ*, que certains auteurs considèrent comme le premier rudiment d'un limaçon, c'est-à-dire d'un organe récepteur des ondes sonores. Chez quelques genres de poissons (*Scillum canicula*, *Acanthias*, &.), cette papille est déjà logée dans une fossete ou dans un diverticule spécial du *sacculus*; et à mesure que l'on passe des poissons inférieurs aux supérieurs et de ceux ci aux batraciens et aux reptiles, le diverticule et son appareil nerveux acquièrent de plus en plus d'importance et d'indépendence.

Quant au nerf acoustique des poissons, il est très volumineux et formé, ainsi que Retzius le fit noter déjà, par deux classes de tubes à myéline: gros et fins. On ne peut pas différencier une partie cochléaire et une autre partie vestibulaire, ni deux ganglions à fonctions différentes comme cela

(1) *G. Retzius:* Das Gehörgan des Wirbelthiere. Bd. I. Stockolm., 1881.

arrive chez les vertébrés supérieurs. Les prolongements nerveux périphériques après avoir quitté le ganglion de Scarpa, forment deux faisceaux : l'un, *antérieur* déservant la *macula utriculaire* et les crêtes acoustiques des canaux semicirculaires antérieur et externe : *l'autre, postérieur* qui fournit des rameaux à l'ample tache acoustique du *sacculus*, à la *papilla lagenæ* de ce dernier, á la petite *macula neglecta*, et enfin à l'ampoule du canal semicirculaire postérieur.

La terminaison périphérique des fibres acoustiques dans le labyrinthe membraneux des poissons, n'est pas aussi bien connue que celle des oiseaux et des mammifères, où Retzius et v. Lenhossék ont éclairci définitivement ce problème. Néanmoins, Retzius expose quelques faits intéresants concernant l'agencement des fibres nerveuses arrivées aux taches acoustiques. Il a poursuivi les tubes vestibulaires jusqu'à l'épithélium sensoriel dont il décrit très bien les deux espèces de cellules (les cellules *ciliées* et les cellules de *soutien*) et il a surpris les arborisations interépithéliales des fibres nerveuses.

Quant à l'origine centrale du nerf acoustique, les observations que nous avons sont encore peu précises. D'après Johnston (1) un des savants, qui a le mieux exploré les noyaux d'origine des paires craniéenes chez les poissons, en s'aidant de la méthode de Golgi, les fibres acoustiques une fois arrivées dans l'épaisseur du bulbe rachidien, constitueraient divers faisceaux dont l'issue est très différente. Un de ces faisceaux vestibulaires directes, après avoir pénétré dans le tubercule acoustique, se porterait près du plancher ventriculaire pour s'y mettre en rapport avec un amas cellulaire (*cellules intercalaires* de Goronowitsch) dont la nature serait probablement commisurelle. Un autre cordon se rendrait au voisinage des racines sensitives de la 5e paire, où il devient ascendant, pour se terminer dans un groupe de cellules siégeant près de l'épendyme. Il y en a un autre assez volumineux, destiné au cervelet et homologue de la voie vestibulo-cérébélleuse des mammifères. Enfin, Jonhston mentionne encore un faisceau descendant qui, en changeant de direction, et se portant en dedans, entre dans la constitution des fibres arciformes, croise le raphé et atteint finalement la substance réticulaire opositolatérale dans laquelle il se perd.

D'après Edinger, la plus grande autorité en neurologie compararée, le nerf *octavus* forme chez les poissons un cordon très robuste, dont la partie principale trouve sa terminaison dans le *noyau principal*, masse grise homologue peut-être du noyau de Deiters des vertébrés supérieurs. Lorsque chez le *Scyllum* on coupe l'octave paire et qu'on explore par le

(1) *Johnston :* Hind Brain and Cranial Nerves of Acipenser. *Anat. Anzeiger*. Bd. 14. 1898.

procédé de Marchi les dégénérescences secondaires, on observe qu'une portion de ce nerf pénètre et se termine dans le cervelet. Les gouttes graisseuses s'étendent aux deux motiés de ce centre, ce qui démontre que le rapport vestibulo-cérébelleux est bilatéral. Cette voie cérébélleuse a été aussi observée par Edinger chez le *Petromyzon* et par Kappers (1) chez les téleostéens et chez les Sélaciens.

Du *noyau principal* sortirait, suivant Edinger, une voie secondaire longitudinale qui fournirait des fibres aux noyaux moteurs de la moelle allongée et de la moelle épinière, ainsi qu'au cerveau moyen et intermé diaire.

Faisons remarquer, que ni Edinger ni Johnston ne parlent point de la bifurcation des fibres radiculaires vestibulaires, ils ne fixent pas par consequence le véritable caractère des fibres vestibulo-cérébélleuses, ni enfin nous donnent ils des détails sur le mode d'origine des voies secondaires. Cela tient à ce que ces savants ont eu recours dans leurs recherches à la méthode de Weigert (Edinger) incapable de colorer les cellules et les divisions des fibres, et à celle de Golgi (Johnston) souvent très infidèle à l'égard de l'imprégnation des tubes nerveux volumineux et des neurones à grande dimension des animaux avancés dans leur développément. Heureusement le procédé au nitrate d'argent réduit complète, ainsi que le fait noter Goldstein (2) les rèvélations des autres ressources analytiques, en mettant en lumière les expansions des neurones volumineux et le trajet et la terminaison des gros conducteurs. C'est aux bons résultats de ce réactif que nous devons l'occasion d'ajouter quelques faits aux descriptions trés succintes ou fragmentaires de Johnston et d'Edinger.

Nos recherches ont porté sur les embryons de la truite (*Trutta fario*) âgés de 10 à 16 jours. Les meilleures préparations s'obtiennent quand l'animal, commence à nager librement tout en emportant le sac vitellin (13 à 14 jours). Comme fixateur nous avons employé soit l'alcool seul (étuve 6 à 7 jours) soit l'alcool additionné de quelques gouttes de nicotine (étuve 5 jours).

Chez la truite, le nerf vestibulaire part d'un gros ganglion lobulé placé en contact du bulbe rachidien. Parmi les segments de cette volumineuse masse ganglionnaire on peut destinguer surtout deux robustes lobules; un *latéral* (fig. 4, A), constitué par des neurones bipolaires de grande

(1) *Kappers c. u. Ariens:* De Banen en Centra in de Hersenen des Teleostiers en Sechachiers. Acad. Proefschr. Amsterdam. 1907.

— The structure of the teleostean and selachian brain. *Journ. of. Comp. Neurol.* Vol. XVI. 1906.

(2) *Goldstein:* Untersuchungen uebor das Vorderhirn u. Zwischenhirn einiger Knochenfischen &. *Arch. f. mikros. Anat. n. Entwickel.* Bd. 66. 1905.

taille; et un autre *interne ou inférieur*, moins grand que le précédent et renfermant des neurones et des fibres de plus petit calibre (fig. 4, B).

Il y a dans le ganglion de Scarpa, ainsi que Retzius l'a déjà fait noter, des corpuscules bipolaires grands et des corpuscules bipolaires petits. Les premiers donnent origine à des conducteurs à grand diamètre, tandis que les seconds émettent des axones fins, pâles, colorés en jaune rouge. De même que chez les mammifères et les oiseaux, chaque neurone produit un *prolongement périphérique* qui se termine par des arborisations libres en dessous des cellules ciliées des taches et crêtes acoustiques; et un *prolongement central* lequel, après avoir pénétré dans le bulbe et être devenu plus on moins ascendant jusqu'au tubercule acous-

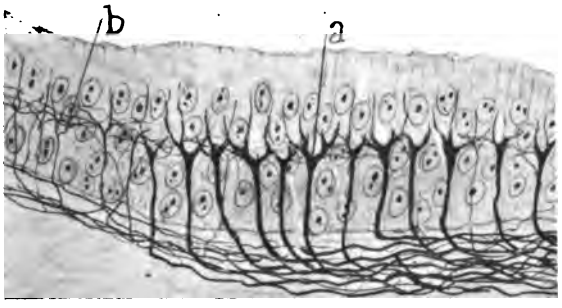


Fig. 3. — Terminaison des fibres du nerf vestibulaire dans une tache acoustique (embryon de la truite âgé de 14 jours). — *a*, branches finales des fibres colossales; *b*, branches des fibres fines.

tique, il se divise en branche supérieure destinée au cervelet, et en branche inférieure désservant les noyaux bulbaires du nerf vestibulaire. Nous verrons bientôt que cette bifurcation n'existe que dans les conducteurs provenant du lobule inférieur du ganglion de Scarpa, qui aboutissent au noyau principal ou de Deiters et au ganglion dorsal.

Branche périphérique du ganglion de Scarpa. Nous venons de dire que chez la truite, on trouve deux espèces de cellules: grosses et petites. Les premières prennent très précocement le nitrate d'argent, montrant un réseau neurofibrillaire très robuste, comme on l'observe dans la fig. 4, A; elles constituent un territoire espécial de chaque lobe ganglionnaire. Par exemple, dans le lobule externe, les cellules colossales se réunissent dans la partie la plus supérieure et externe, tandis que les corpuscules pas encore mûrs, et incolorables par l'argent, se concentrent dans le plan ventral du ganglion. C'est la même chose pour le lobule inférieur, mais ici le territoire, pas encore mûr donnant lieu à des fibres fines, siège dans l'étage supéro-interne de ce lobule en contact avec le bulbe rachidien (fig. 5, E).

Les fibres robustes, nées dans les neurones volumineux, se portent indi-

vises à l'épithélium des taches et crêtes acoustiques, pénètrent entre les cellules de soutien, et une fois arrivées au voisinage des corpuscules ciliés, elles offrent un renflement cônique dont la base émet des branches divergentes qui entourent le pôle inférieur d'un ou d'un petit nombre d'éléments, en contournant la surface de ces cellules pour se terminer

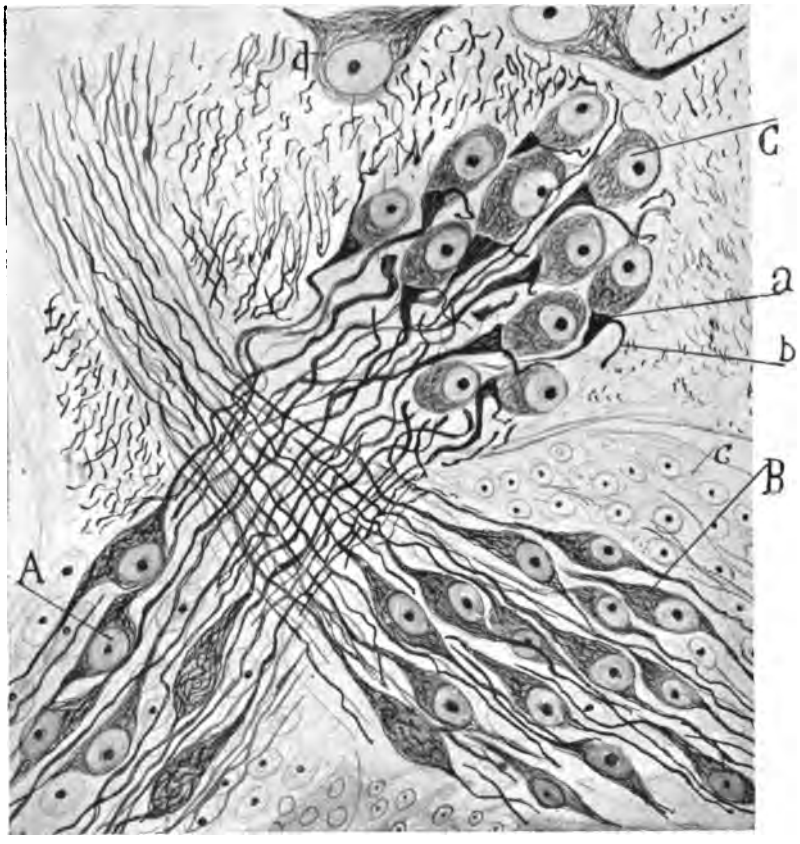


Fig. 4. — Morceau latéral d'une coupe du bulbe de la truite (embryon âgé de 14 jours). — A, Lobule externe du ganglion de Scarpa donnant origine aux fibres colossales du noyau tangentiel; B, lobule ventral; C, ganglion tangentiel; *a*, excroissance de connexion; *b*, branche descendante du nerf vestibulaire; *c*, cellules non encore mûres du ganglion de Scarpa.

librement, sans arriver cependant à la surface supérieure de l'épithélium (fig. 3, *a*). A l'instar des mammifères, l'ensemble des branches terminales des fibres vestibulaires produit dans le plan intermédiaire de l'épithélium, et en bas des cellules ciliées, un plexus horizontal, qui rappelle complétement celui décrit par Retzius et v. Lenhossék dans les crêtes et les taches acoustiques des vertébrés supérieurs (fig. 3).

Parfois, on remarque aussi quelques fines collatérales émanées des fibres volumineuses lors de la pénétration de ces dernières dans la frontière basale de l'épithélium : ces branchilles affectent un cours ascendant, se divisent quelquefois et contribuent à compliquer le plexus horizontal

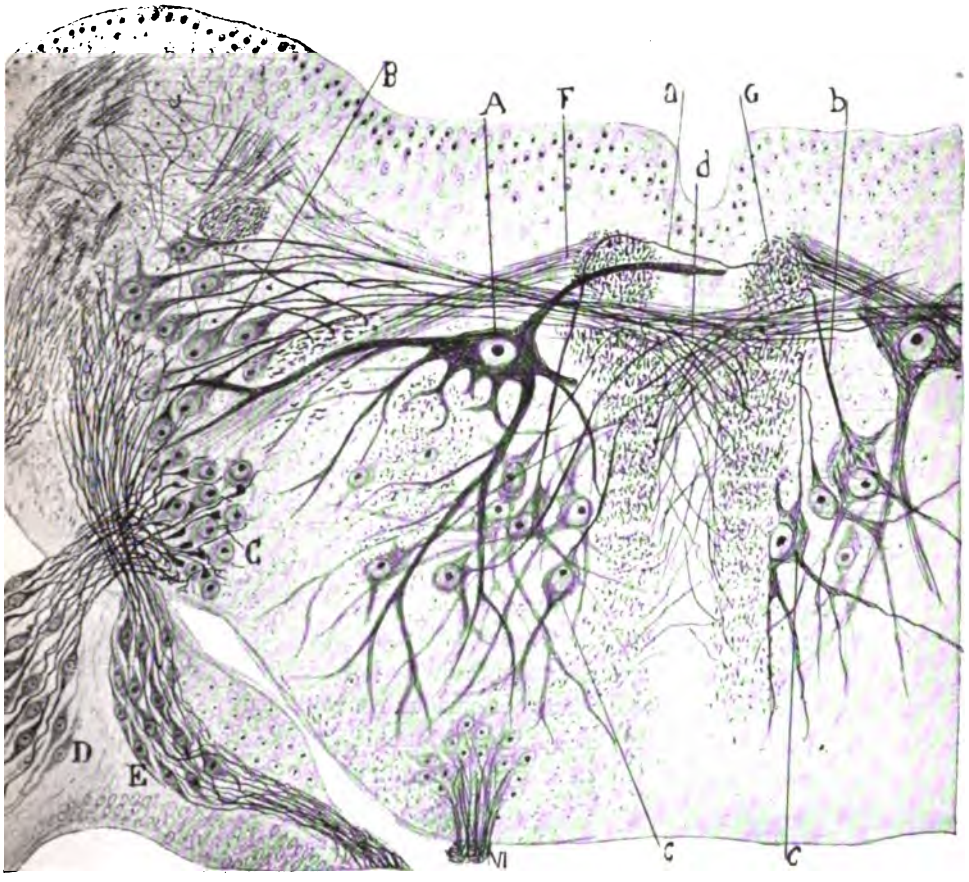


Fig. 5. — Coupe transversale du bulbe rachidien au niveau de la région acoustique (truite âgé de 15 jours). — A, cellule de Mauthner ; B, ganglion de Deiters ; C, noyau tangentiel ; D, E, lobules du ganglion de Scarpa ; F, faisceau à fibres venant du nerf vestibulaire.

mentionné ; elles semblent porter leur action sur des cellules ciliées éloignées vers le côté.

En ce qui concerne les fibres fines, elles se laissent étudier plus difficilement que les grosses. Toutefois, ainsi qu'on peut le reconnaître dans la fig. 3, *b*, il est possible de les suivre jusqu'au niveau des cellules ciliées en déssous desquelles elles se ramifient et se perdent. D'ordinaire, ces arborisations des fibres délicates siègent entre celles à grosses branches derivées, ainsi que l'on sait, des tubes plus robustes.

Branches internes des cellules bipolaires du ganglion vestibulaire.— Il y a lieu aussi de séparer la description des fibres fines de celle des conducteurs à grand diamètre, car ainsi que nous allons le voir, chaque espèce de fibres radiculaires se comporte d'une façon especiale et se termine dans des régions bulbaires différentes.

Les fibres minces se réunissent dans des cordons très compacts, qui deviennent sagitaux dans la substance blanche bulbaire. Nous avons réussi à en distinguer deux systèmes parfaitement différenciés quant à leur origine et leur terminaison: le *faisceau externe* (provenant du lobule externe du ganglion de Scarpa), et le *faisceau inférieur* venant du lobule ventral. Ainsi qu'on le reconnait dans la fig. 5, F, le *faisceau externe*, très compact et parfaitement individualisé, marche d'abord en arrière croisant le ganglion de Deiters, et une fois qu'il atteint la limite dorsale de la substance réticulaire, il s'incline en dedans, contourne la face supérieure de la cellule colossale de Mauthner, et aborde enfin le cordon longitudinal postérieur homolatéral dans l'intérieur duquel il constitue une voie descendante.

L'itinéraire du faisceau inférieur est tout autre. Il passe d'abord par un plan plus externe que son compagnon, et en se portant en arrière à travers la région acoustique, il gagne le voisinage du plancher du ventricule, en plein ganglion dorsal, pour se convertir en descendant (fig. 6, K). Les coupes bulbaires passant en dessous des ganglions acoustiques montrent encore la section de ce faisceau dont les fibres délicates diminuent, et se disseminent au fur et à mesure qu'il approche de la moelle épinière. Nous n'avons pas surpris dans ces curieux cordons vestibulaires le moindre indice de bifurcation: ils forment donc des voies directes descendantes, très aisément reconnaisables par la minceur et la couleur rouge pâle de leurs axones.

Fibres grosses.—Ce sont les principaux conducteurs provenant du ganglion de Scarpa. Ils pénètrent d'avant en arrière dans la région acoustique du bulbe en y produissant un plexus sérré et compliqué placé latéralement en dehors des masses grises auxquelles ils sont consignés. Il faut en distinguer deux faisceaux, qui se différencient tant par leur position respective que par les territoires ganglionnaires où ils trouvent leur terminaison; ce sont: le *cordon externe* ou à cylindres-axes colossaux destiné au *ganglion tangentiel*, et le *cordon supérieur* formé par des axones à grand et moyen diamètre, qui se terminent dans le *noyau de Deiters* et dans le *noyau dorsal*. Etudions maintenant la structure de ces masses grises et les connexions établies entre leurs neurones et les arborisations terminales du nerf vestibulaire.

Noyau tangentiel.—Cet amas de substante grise, fort robuste et com-

pacte, occupe une position superficielle comme l'on peut constater dans la fig. 5, C où nous avons reproduit une coupe du bulbe rachidien, prise au niveau de la région acoustique. Notons aussi qu'il est placé dans un plan ventral par rapport au noyau de Deiters (*noyau principal d'Edinger*) et un peu plus en dehors que ce dernier. Les coupes sagitales montrent que le ganglion de Deiters commence à un niveau plus frontal que le noyau tangentiel.

Chez les embryons de truite âgés de 14 jours, les corpuscules constitu-

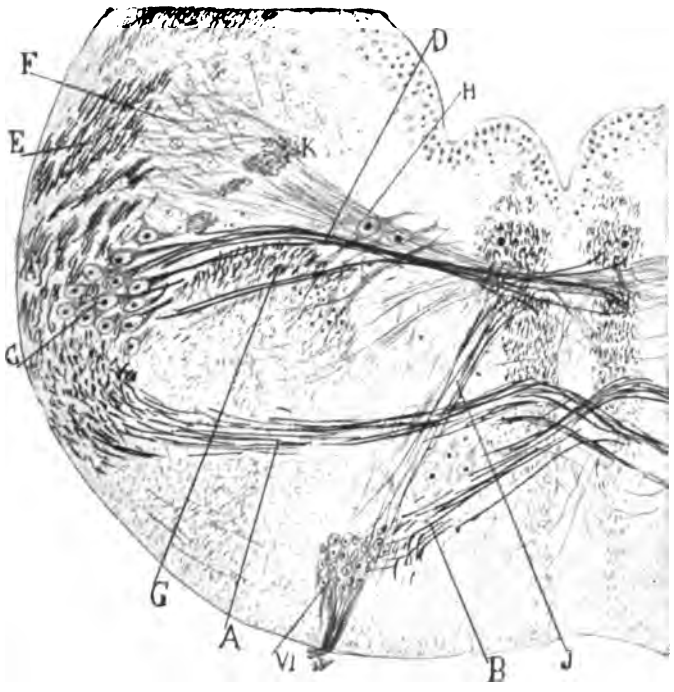


Fig. 6. — Coupe du bulbe rachidien de la truite passant en dessous de l'émergence du nerf acoustique. — A, voie croisée provenant du noyau tangentiel; B, position de cette voie après la decussation; C, noyau de Deiters; D, axons croisés de ce noyau; G, voie centrale homolatérale issue du ganglion de Deiters; E, brauches descendantes du nerf vestibulaire; F, noyau dorsal; VI, noyau du moteur oculaire externe.

tifs du noyau tangentiel sont volumineux, (fig. 4, C) ils affectent une forme ovoïde ou en poire et portent un réticulum neurofibrillaire très dense et compliqué. Le noyau cellulaire est excentrique, siégeant de préférence dans le pôle somatique opposé á celui d'émergence de l'axone. Chez les embryons de la truite ces éléments manquent encore de dentrites; mais elles existent chez l'animal adulte.

L'axone de ces corpuscules est assez robuste et dépourvu de collatéra-

les; après avoir pris d'abord une direction descendante, il s'incline en dedans et en avant, il traverse la susbtance réticulaire et le raphé par un plan à peu prés equidistant de la surface ventrale du bulbe et du fascicule longitudinal postérieur, et enfin, il devient descendant dans la substance réticulaire ventrale du côté opposé. L'ensemble des axones du noyau tangentiel, constitue donc une voie reflexe descendante qui, dans les coupes sériées de l'axe bulbo-rachidien de la truite, se laisse facilement poursui-

Fig. 7. — Voie descendante croisée provenant du noyau tangentiel (morceau d'une coupe parallèle au plan antérieur du bulbe). — A, raphé; B, fibres du noyau tangentiel; *a*, branche ascendante fine; *b*, branche grosse descendante; *c*, collatérales destinées aux noyaux de la 6e paire *(e)*; *d*, fibres ramifiées dans ces noyaux et provenant du cordon antérieur de la moelle.

vre jusqu'à la moëlle épinière (fig. 6, A). Après la décusation, ce système occupe dans le bulbe une aire de substance blanche placée un peu en dedans et en arrière du noyau du nerf moteur oculaire externe, auquel il fournit des branches collatérales. D'ailleurs, comme l'on peut noter dans la fig. 6, A, B, cette voie se reconnaît très aisément par le diamètre remarquable de ses conducteurs, dépassant de beaucoup celui des fibres délicates de la région ventrale de la substance réticulaire.

Les coupes longitudinales et horizontales (fig. 7, B), montrent un fait

difficile à observer dans les sections transversales. Quelques fibres de cette voie descendante (peut être la plupart d'entr'elles) émmettent, au niveau de l'angle qu'elles tracent pour devenir descendantes, une fine branche ascendante (fig. 7, *a*) dont nous n'avons pas pu préciser la terminaison.

Terminaison des fibres vestibulaires dans le ganglion tangentiel.— Ainsi que nous l'avons déjà exposé, les axones radiculaires destinés à cet amas ganglionnaire sont les plus gros du nerf vestibulaire ; ils proviennent exclusivement du lobule latéral du ganglion de Scarpa, dont les prolongements périphériques trouvent leur terminaison dans la *tache acoustique* du *sacculus*.

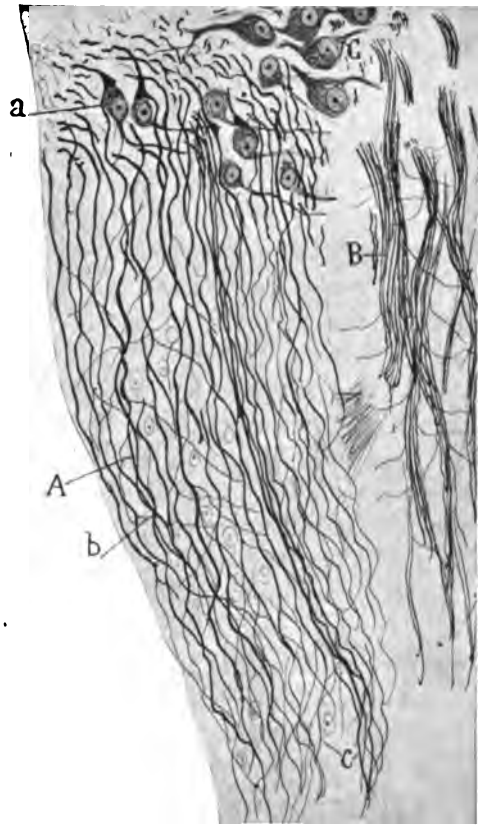


Fig. 8. — Morceau d'une coupe longitudinale et latérale du bulbe de l'embryon de la truite. — A, fibres descendantes du nerf vestibulaire, sortant du ganglion tangentiel, *a*, cellules de ce ganglion; *b*, collatérales des fibres vestibulaires descendantes; *c*, bouts très amincis de ces dernières; B, fibres vestibulaires descendantes situées en dehors du noyau de Deiters; C, noyau de Deiters.

Arrivés à la frontière latérale du noyau tangentiel, les tubes vestibulaires (fig. 8, A) s'incourbent passant d'abord en dedans et en bas; ils traversent ensuite sagitalement le ganglion, traçant des flexuosités, et enfin ils se prolongent, réunis en paquets descendants, jusqu'au voisinage de la moëlle épinière. Dans tout ce trajet sagital les conducteurs diminuent en nombre, s'épuisant successivement, par des projections collatérales et terminales (fig. 8, *b*), dans une colonne grise longitudinale qui fait suite au ganglion tangentiel, mais dont les neurones constitutifs, relativement petits, ne se colorent pas encore chez les embryons de la truite.

Au point où les gros tubes vestibulaires qui ont pénétré dans l'écorce du

noyau tangentiel s'inflechsisent pour devenir descendants, ils montrent une très curieuse disposition. Il s'agit d'une robuste tubérosité ou court appendice que l'on pourrait comparer aux ventouses de certains invertébrés et qui attire intensivement l'argent colloïdal. Cette excroissance, très courte et compacte, se rend sur le contour des neurones du dit noyau, et elle s'applique d'une façon fort intime sur un endroit peu étendu du protoplasma somatique (fig. 4, *a* et 5, C). Il en resulte une articulation interneuronale remarquable par sa simplicité et son originalité. Le contact est si étroit que il est souvent impossible d'apercevoir les limites des facteurs de l'articulation. Néanmoins, on arrive parfois à surprendre la présence d'une très fine lissière claire entre les deux éléments en contact; il n'est par rare non plus de rencontrer quelques tubérosités, qu'arrachées sans doute par la lame du microtome, se sont décollées totale ou partiéllement du protoplasma neuronal. Chaque cellule ne reçoit qu'une seule excroissance, d'ordinaire inserée sur un des pôles de l'ellipsoïde neuronal, à distance plus ou moins considérable de l'émergence de l'axone.

Les observations précédentes prouvent donc que chez les poissons il existe un ganglion vestibulaire homologue du noyau tangentiel des oiseaux, avec la différence, pas essentielle d'ailleurs, que dans ces derniers l'excroissance de connexion porte souvent des appendices rayonnants qui servent à dilater et à renfoncer encore les surfaces en contact.

Les fibres vestibulaires colossales destinées au ganglion tangentiel manquent de bifurcation initiale à leur arrivée à la région bulbaire superficielle (fig. 4). Cette absence de division d'une part et la dimension notable de l'excroissance terminale d'autre part, nos conduisent à considérer cet appendice comme la représentation de la branche ascendante du nerf vestibulaire des mammifères. Nous pensons aussi (quoique cette hypothèse exige d'être contrôlée) que le sens auditif, encore rudimentaire chez les poissons, a pour station bulbaire primaire le ganglion tangentiel. La considération que chez les oiseaux dans lequels on trouve un nerf cochléaire bien différencié, et des noyaux speciaux affectés à la reception des impressions sonores, on observe aussi un ganglion tangentiel, ne saurait pas, nous arrêter, car il pourrait se faire que chez les oiseaux ce centre (dont l'importance est moindre que chez les téleostéens), se fût conservé par hérédité avec tendence à la atrophie quoique déployant encore quelques activités reflexes.

Ganglion de Deiters (principal de Edinger). — Nous appelons ainsi, un foyer gris très robuste et compact situé en arrière du précédent dont il dépasse la limite frontale et lequel, attendu le format et la possition de ses neurones ainsi que la marche et les connexions des voies secondai-

res auxquelles ces dernières donnent origine, rappelle complètement le ganglion de Deiters des mammifères et des oiseaux (fig. 5, B).

Comme s'observe dans la fig. 6, C, les éléments de cette station vestibulaire sont volumineux, ovoïdes ou fusiformes, ils se montrent souvent orientés de dehors en dedans et d'avant en arrière et agglomérés en un noyau serré, parfaitement limité des autres centres bulbaires. Chez les embryons de la truite (de 10 à 14 jours), ils offrent une surface pourvue seulement de quelques dendrites pâles et pas longues; mais chez les animaux adultes ces prolongements affectent une grande longueur et se ramifient à plusieurs reprises.

Du côté interne de la cellule part un axone gros, très facilement observable qui, en se dirigeant en dedans, se continue avec une fibre longitudinale de la substance blanche (fig. 6, D). Bien que l'issue de ces conducteurs soit très variée, on peut cependant noter que l'immense majorité d'entr'eux s'incorpore à un de ces trois courrants: a) *voie secondaire vestibulaire homolatérale*; b) *voie secondaire de même nature mais placée contralatéralement*; c) *fascicule longitudinal postérieur*.

a) *Voie secondaire homolatérale.* — Elle siège très près du noyau de Deiters dans la frontière dorsale de la substance réticulaire grise, devant des faisceaux volumineux allant au raphé et provenant de ce noyau et surtout du ganglion dorsal (fig. 6, G). Rien n'est plus aisé que de reconnaître ce système de fibres dont la dimension exceptionelle les fait se détacher notablement des conducteurs non acoustiques de la substance réticulaire. Ces gros conducteurs prennent tous une direction descendante, et peuvent se poursuivre dans les series de coupes jusqu'à la moelle épinière. Dans leur trajet descendant ils émettent maintes collatérales destinées aux noyaux moteurs de la moelle et du bulbe.

Du reste, cette voie vestibulaire déjà reconnue par Edinger (voyez le schème publié par ce savant, pag. 114 de son livre) correspond entièrement à la voie vestibulaire secondaire homolatérale des mammifères. Elle constitue sans doute le principal chemin des impulsions nées dans les canaux semicirculaires, devant servir partant aux réactions motrices de l'equilibration.

b) *Voie contralatérale.*—Une partie des axones provenant du noyau de Deiters d'un côté croisent le rapphé, et après avoir cotoyé la frontière postérieure de la substance réticulaire, et la face ventrale du faisceau longitudinal postérieur, ils s'incorporent à la voie secondaire contralatérale où ils prennent une direccion descendante.

c) *Fibres pour le faisceau longitudinal.* — Ces axones, relativement rares dans les portions caudales du ganglion de Deiters, s'accroisent dans la tête de ce dernier. Ils sont homolatéraux et croisés, et une fois

arrivés au faisceau longitudinal, génèrent un système ascendant et un autre système descendant. Quelques conducteurs, au lieu de prendre part dans le contingent fibrillaire de ce faisceau, deviennent longitudinaux en un plan plus ventral, c'est-à-dire dans la substance blanche limitrophe du raphé et voisine du cordon longitudinal (fig. 5, D).

Noyau dorsal. — Ainsi designons nous un territoire de substance grise à section triangulaire qui occupe, chez les embryons de la truite un plan plus dorsal que celui du noyau de Deiters et qui se caractérise par offrir des éléments très tardivement developpés. Ainsi, chez les embryons de 14 jours ce territoire ne montre pas encore de neurones capables d'attirer le précipité d'argent colloïdal (fig. 6, F). Par contre, les axones nès dans ce ganglion sont déjà mûrs pour l'imprégnation; ils constituent un grand courant transversal en grande partie croisé, qui marche en contournant la substance réticulaire, pour se continuer avec des fibres longitudinales de cette dernière. Les conducteurs croisés, très nombreux (fig. 6, H), passent le raphé devant du cordon longitudinal postérieur, après quoi ils se diseminent et se perdent dans l'intérieur de celui ci et surtout dans les territoires de substance blanche placés plus en avant, tout près de la ligne médiane.

Du reste, ce ganglion se continue en sens descendant jusqu'au voisinage de la moelle, longeant le foyer descendant, qui fait aussi suite au ganglion de Deiters. Néanmoins, la détermination de ces limites inférieures resulte difficile, parce qu'à mesure que l'on descend dans le bulbe, la région où siège le noyau dorsal se complique à cause de l'arrivée successive des racines de la 9e et 10e paires et du développement croisant du grand lobule du vague.

Terminaisons du nerf vestibulaire dans les ganglions de Deiters et dorsal. — Ainsi que nous l'avons exposé *ci-après*, c'est le faisceau supérieur (fibres de grosseur moyenne) du nerf vestibulaire qui se termine dans ces amas de substance grise. Tous les conducteurs se reconnaissent en ce qu'ils montrent une division en branche supérieure et branche inférieure. lesquelles emettent à angle droit ou aigu maintes collatérales arborisées dans les interstices neuronaux.

Comme nous le montrons dans la fig. 9, A, B, les faisceaux vestibulaires se disposent en des étages séparés par des faisceaux longitudinaux de la substance blanche bulbaire latérale. Il y a à distinguer surtout, un étage plus ventral et superficiel dont les fibres, provenant du lobule ventral du ganglion de Scarpa, se divisent en branche ascendante et en branche transversale ou interne (fig. 9, A); et un autre étage plus profond et dorsal, dont les conducteurs provenant de la portion frontale du ganglion de Scarpa se divisent en branche ascendante et branche descendante (figu-

re 9, B). Les branches ascendantes, assez grosses et flexueuses, après avoie émis des collatérales pour la portion supérieure des noyaux dorsal et de Deiters, se séparent en des faisceaux arciformes lesquels, en montant dans l'épaisseur du pédoncule cérébelleux postérieur, aboutisent en définitive dans le cervelet. Nous avons réussi à poursuivre ces faisceaux vestibulo-cérébélleux jusqu'au délà de la ligne médiane de l'écorce cérébél-

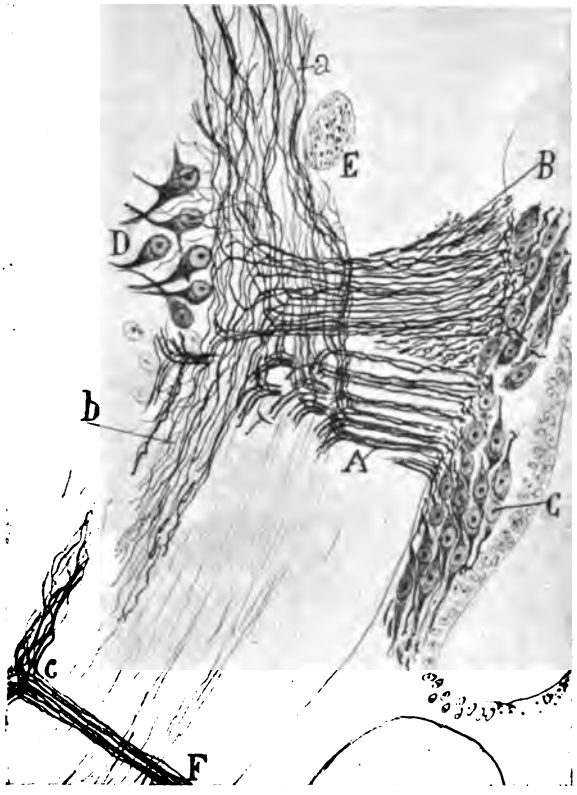


Fig. 9. — Coupe sagitale très latérale de l'embryon de la truite. — A, fibres du nerf vestibulaire, C, lobule inférieur du ganglion de Scarpa; B, fibres vestibulaires supérieures; *a*, branche cérébélleuse ou supérieure de la bifurcation; *b*, branche inférieure ou descendante; D, ganglion de Deiters; E, faisceau vestibulaire à fibres fines.

leuse, en confirmant ainsi l'avis de M. Edinger qui admet dans cette voie acoustique des fibres homolatérales et des fibres croisées (fig. 9, *a*).

D'ailleurs, la pénétration des fibres vestibulaires directes a été aussi signalée par Kappers. Seulement les méthodes employées par ces derniers savants ne leur ont pas permis de reconnaître le mode d'origine de ce système vestibulo-cérébélleux.

Quant aux branches descendantes, elles fournissent aussi des collaté-

rales ramifiées dans les noyaux dorsal et de Deiters (D), mais sans s'y épuiser complétement, car lorsqu'on explore les coupes longitudinales du bulbe, on peut remarquer que les dites branches descendantes passent au *noyau descendant* (ainsi nommons nous la colonne grise qui fait suite inférieurement au ganglion dorsal et à celui de Deiters) dans le sein duquel elles se ramifient et se perdent (fig. 9, *b* et 8, B).

Somme toute, le système vestibulaire des oiseaux et des poissons atteint un puissant développement, ainsi que l'on pourrait s'y attendre eu égard à la grande importance des fonctions d'équilibration de ces vertébrés. Ce système possède encore, comme nous venons de le voir, un noyau vestibulaire spécial dont nous n'avons pas encore trouvé de représentation chez les mammifères (1). Quant aux voies secondaires provenant de ce ganglion et des autres amas gris vestibulaires, elles sont toutes descendantes et de type reflexe, sauf le faisceau cérébélleux et quelques fibres ascendantes du fascicule longitudinal postérieur destinées très probablement à établir des connexions avec les noyaux moteurs oculaires.

(1) Cependant, il pourrait se faire que certaines cellules fusiformes, peu nombreuses, existant entre les faisceaux intrabulbaires du tronc du vestibulaire (rat, lapin) représentassent les débris de ce ganglion très atrophié chez les mammifères. Nous reviendrons sur ce sujet dans un travail prochain. Voyez, *Cajal:* Textura del sistema nervioso del hombre y vertebrados. Tomo II, pág. 108.

L'HYPOTHÈSE DE LA CONTINUITÉ D'APATHY

RÉPONSE AUX OBJECTIONS DE CET AUTEUR CONTRE LA DOCTRINE NEURONALE

PAR

S. R. CAJAL

Décidément il es dit que nous allons consacrer, malgré nous, l'année 1908, à des polémiques stériles. En effet, à peine avions nous fini de corriger les épreuves de notre réponse amicale à la critique de Held (1), que nous rencontrions dans la même revue (*Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXXI, n° 18, 19 et 20, 1907), un article virulent écrit par Apathy et dirigé contre la théorie du neurone, mais surtout contre notre modeste personalité scientifique. Ainsi le travail, tout-à-fait impersonnel pourtant, que nous avons tout dernièrement publié sous le titre : *Les preuves histogéniques de la théorie du neurone de His et Forel* (2) bien loin de persuader les principaux chefs de file de l'antineuronisme a eu le don de leur déplaire et de les irriter au plus haut point.

Certes, les attaques trop vifs et passionés dont nous avons été victime, ces temps derniers, de la part d'antineuronistes tels que Wolff, Bielschowski et surtout Bethe, à qui soit dit en passant, nous reservons une réponse prochaine, manquent de fondement. Mais que sont-elles auprès de la diatribe d'Apathy? Décidé à triompher à toute force, résolu à écraser d'un seul coup la doctrine du neurone en la personne de son plus humble défenseur (honneur vraiment trôp grand et dont nous le remercions infiniment), Apathy, dans cette diatribe, fait litière de tous les sentiments de considération et de courtoisie dont les adversaires loyaux luttant pour la vérité dans des camps différents avaient fait preuve jusqu'ici. Mais cela ne suffit pas à notre violent contradicteur. Non content de ce rude assaut il nous menace encore avec un libre formidable bourré de ses critiques. Nous en sommes très honorés, mais nous regrettons de ne pas vouloir lui repondre dans la même mesure. Malheureusement nous n'en avons pas le loisir.

(1) *Anatomischer Anzeiger*, Bd. XXXI, n° 1 et 2, 1908.

(2) *Cajal*: Die histogenetischen Beweise der Neurontheorie von His und Forel, *Anat. Anz.*, Bd. XXX, 1907.

Nous n'éprouvons aucun plaisir à écrire des ouvrages pour défendre ou réfuter des hypotèses ou des théories; nous n'en éprouvons pas davantage pour les polémiques. Les controverses scientifiques, lors même qu'elles se tiennent dans les limites de la courtoisie et de la prudence, sont à l'ordinaire stériles pour la science. Ce sont pour les chercheurs des arrêts, des résistances inutiles. A l'exception d'un petit nombre d'individus qui est libre d'esprit d'école, elles ne persuadent personne, encore moins, leurs champions respectifs. Au reste, les observations que nous avons faites sur la psychologie des savants ont détruit bien de nos illusions sur l'efficacité de la raison et de la logique. Lorsqu'une erreur est exprimée en quelques lignes, il y a chance pour que l'auteur la rectifie; si elle tient en plusieurs pages, la rectification se produit seulement quelquefois; est-elle l'objet de tout un libre, on ne la rectifie jamais. Dans le dernier cas, qui est celui d'Apathy, l'oeuvre systématique, pese, à l'instar d'un formidable casque en bronce, d'un tel poids sur le cerveau de l'auteur, que ses neurones en paraissent ankylosés et vraiment *anastomosés* pour toujours. C'est donc poussé par les devoirs de la courtoisie et de la déférence envers les lecteurs de *l'Anatomischer Anzeiger* que nous descendons dans l'arène.

Nous ne suivrons pas le bilieux zoologiste hongrois dans la voie des appréciations injustes et des jugements méprisants. A sa recherque mesquine de petitesses, nous opposerons la critique des idées; à sa violence, la sérénité; à ses vaines fantaisies, des faits positifs y répondront.

Nous combattrons donc les erreurs sans nous occuper des personnes. Au reste certaines compensations sentimentales dans la discussion sont toujours de mauvais gout, et décélent l'insuffisance des arguments. Ce ne sont ni les grands mots, ni les dogmes étalés en grande pompe qui déterminent la conviction des spectateurs impartiaux. Il faut leur présenter, pour qu'ils puissent se former un jugement par eux-mêmes, les vrais termes du problème et des faits prouvés.

C'est cette conduite que nous adopterons ici.

Auparavant nous désirerions faire connaître la tactique toute speciale employée par Apathy dans sa critique. Elle consiste prèsque exclusivement à :

1° Chercher dans nos travaux des négligences de rédaction, des fautes d'impression, les insuffisances de renseignements bibliographiques, afin d'enlever à l'auteur toute autorité, même dans les questions qui n'ont rien à voir ni avec ces négligences ni avec ces erreurs.

2° Choisir pour les combatre, non point nos idées présentes, mais celles du début de nos études sur les neurofibrilles, alors que notre pensée était encore indécise et en pleine évolution.

3° Donner une valeur absolue à des propositions isolées, sans tenir compte du contexte, ni des figures, ni des idées qui se trouvent formulées dans nos autres travaux et qui modifient souvent les opinions primitives ou leur impriment un caractère dubitatif.

4° Combattre la doctrine de His et Forel, non par des observations concluantes, mais par des pures spéculations et des arguments captieux tendant surtout à suggestioner et non pas à nous convaincre.

5° Discréditer les méthodes sur lesquelles se base la doctrine des neurones et discréditer particulièrement la nôtre, sans préjudice de nous en refuser plus loin la paternité. Comme on le voit et le verra surtout plus tard le lecteur, les procédés de discussion d'Apathy ne brillent ni par la nouveauté, ni par l'élévation; ce son plutôt ceux d'un avocat dans sa plaidoirie que d'un chercheur impartial de la vérité scientifique.

Nous ne dirons pas grande chose des appréciations de tendance personnelle. Elles ne regardent personne et l'honneur de la controverse scientifique ne les admet pas. Nous en citerons quelques unes, seulement pour y répondre de suite d'une façon générale, puis nous examinerons les observations de caractère scientifique.

Commençons d'abord, par les ataques cencernant la forme et les incorrections du travail spécialement visé par Mr. Apathy.

Rien n'est plus facile que de trouver des incorrections, des négligences, voire même des contradictions dans l'oeuvre d'un homme qui comme nous a eu la faiblesse d'écrire pendant vingt huit ans d'une labeur continue près de deux cents monographies et plusieurs livres. Rien de plus aisé au contraire que de rester un et conséquent avec soi-même lorsqu'on n'a écrit que quelques brochures. Le desir un peu puéril de conquerir la priorité d'une petite découverte ou d'une hypotèse plausible, nous fait tomber parfois, les auteurs, dans des fautes d'information. Quiconque n'est jamais tombé dans ce travers, dù en grande partie à la rude concurrence que se font les chercheurs, nous jette la première pierre.

Nous ne sommes donc ni impeccable ni infaillible. Ansi nous avuons de très grand cœur que notre chapitre concernant les neurofibrilles de la sangsue faisant partie de notre travail de 1903, chapitre insignifiant auquel Apathy fait presque exclusivement allusion, renferme, en effet, quelques négligences aussi bien dans la nomenclature habituelle des noyaux ganglionnaires que dans les renvois des figures. Mais ces incorrections, causées par la rapidité extrème avec laquelle nous avions rédigé cette partie, dans le désir d'y introduire un aperçu sur la structure des ganglions chez les invertébrés, ont été pour la plupart rectifiées dans la traduction française de 1904. En tout cas, ces négligences n'affectent en rien le but essentiel de chapitre qui était de donner les résultats four-

nis par la nouvelle méthode dans la coloration des neurofibrilles chez les Hirudinées. Ce qui prouve, d'ailleurs, que nous n'avions pas la moindre prétention de faire là une œuvre complète et définitive, c'est le passage suivant de cette monographie: «Déclarons que nos études sur le système nerveux des Hirudinées ne sont pas achevées. Notre but pour l'instant est de montrer la possibilité qu'il y a de contrôler par notre méthode les découvertes importantes dûes à Apathy». Notre but etait donc celui-là; il n'était point de donner des opinions définitives sur la topographie, la nomenclature et la structure macroscopique des ganglions. Malgré cela, nous pensons que l'étude des neurofibrilles dans les ganglions a été menée dans ce travail avec suffisamment d'attention et de persévérance pour ne point contenir d'erreurs d'observation (1). Cette étude a été, du reste confirmée par Nageotte, Azoulay et van Gehuchten. Plus tard nous l'avons étendue quand nous avons scruté, à l'aide d'un procedé special au chlorure d'or, les neurofibrilles du lombric (*lumbricus agricola*) la névroglie et l'appareil réticulaire de Golgi-Holmgren. En 1904 et 1906, nous y avons ajouté quelques observations sur les diverses formes que prend à l'état normal et pathologique le réseau périnucléaire des ganglions abdominaux, sur les cellules bipolaires du noyau cérebroïde ou sous-œsophagien, sur les corpuscules sensitifs de l'œsophage, sur les ganglions visceraux, etc. de la sangsue (*Hirudo medicinalis*). Apathy ne fait aucune mention de ces travaux complémentaires, sauf de celui que est rélatif au ver de terre (*Lumbricus agricola*). Il ne mentionne pas davantage ceux d'Azoulay et de Nageotte; serait-ce par suite de cette insuffisance de renseignements bibliographiques que si souvent il nous reproche?

Il est vrai que nos travaux sur les neurofibrilles des invertébrés renferment très peu d'observations originales et sans grande importance en comparaison des découvertes de cet auteur. Ils ne méritent cependant pas d'être ainsi dédaignés: «Cajal n'a découvert aucun fait nouveau chez les Hirudinées.... affirme Apathy; il n'a fait que confirmer et seulement en partie, les découvertes que j'ai faites». Il ne fallait s'attendre d'ailleurs à rien moins de la part d'un savant qui pousse l'orgueil jusqu'à declarer à propos des travaux modernes sur les neurofibrilles: «que personne n'a rien ajouté à sa description des neurofibrilles dans le corps des cellules nerveuses». Pas même Bethe par consequent? *Ipse dixit!*...

Après cette courte digression, nous devons ajouter que l'œuvre par

(1) *Cajal:* Un sencillo método de coloración selectiva del retículo protoplásmico, etcétera. *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, Tom. II, fasc. IV, Diciembre 1903. Traduction française du Docteur Azoulay, avec quelques aditions, dans *Bibliographie Anatomique*, fasc. 1, T. XIV.

nous commencée s'achève dans notre laboratoire. Le Dr. Sánchez y travaille sans répit depuis deux ans sous notre direction pour étudier la structure du système nerveux chez les hirudinées Lorsque cette monographie très étendue et illustrée de plus de soixante figures verra le jour, Apathy y trouvera exposé avec tous les détails les principaux ganglions nerveux de la sangsue (*Hirudo medicinalis*) et de *l'Aulastomum*, et même d'autres non décrits par le zoologue de Klausemburg. Il y verra rapportées avec toute l'exactitude possible, les données fournies aussi bien par les procédés d'Ehrlich et d'Apathy que par la méthode du nitrate d'argent réduit, dont nous avons modifié les formules afin d'en obtenir des résultats plus constants et plus complets.

Apathy nous critique encore de ce que nous avons méconnu quelques uns de ses travaux et surtout de ce que nous ne lui avons pas rendu justice pour la découverte des neurofibrilles chez les vertébrés. Ce serait plutôt à nous à nous plaindre d'Apathy, qui, dans ses travaux, souvent publiés dans des revues zoologiques peu connues des histologistes, ignore la plus grande partie de notré œuvre scientifique. Dans les questions mêmes discutées par lui et sur lesquelles nous avons entrepris des recherches et formulé notre avis, Apathy ne nous cite jamais. Nous montrerons plus loin qu'en raison de ce dédain systematique pour notre modeste production scientifique, Apathy tombe dans des erreurs passablement nombreuses et omet des faits dont l'importance est grande pour les questions en litige. Du reste, en matière de réclamation de priorité et de plainte pour insuffisance bibliographique, la conduite la plus correcte, la plus raisonnable et aussi la plus habile, consiste non pas à reprocher publiquement à un auteur ses omissions mais à l'en aviser en particulier et à lui envoyer amicalement un tirage à part pour que dans ses publications ultérieures le défaut soit corrigé. Quant au reproche qu'il nous adresse de ne pas le citer à propos de la description des neurofibrilles chez les vertébrés, qu'Apathy nous permette de lui faire observer que la faute en est en partie à lui. Il affirme, en effect, à maintes reprises n'avoir pas obtenu chez les vertébrés des résultats très brillants à l'aide de sa méthode. «Il n'est pas aussi facile de révelér, dit Apathy lui même, les neurofibrilles des vertébrés que celles de *Lumbricus et l'Hirudo*». Au sujet de son procédé de la Nachvergoldung (la plus efficace des méthodes d'Apathy pour l'impregnation des neurofibrilles), il affirme encore: «Le ver de terre (*Lumbricus*) et les Hirudinées sont infiniment plus favorables que les vertébrés». «Chez d'autres animaux (Apathy parle ici des vertébrés et peut être aussi de certains invertébrés) on découvre un grand nombre de détails que nous allons décrire, mais il faut pour cela connaître auparavant les dispositions structurales que présentent les Hirudi-

nées et les Lumbricinées». A propos des conditions favorables qu'offrent ces invertébrés pour la coloration des neurofibrilles, Apathy avoue que «par suite du défaut de ces conditions, les vertébrés ne sont pas favorables à cette étude». Ce qui vient encore confirmer toutes ces citations c'est qu'Apathy ne publie aucune figure qui permette de présumer ce qu'il a reellement observé chez le *Lophius*, etc., dont les neurofibrilles ne sont l'objet de sa part que d'une description succinte et fragmentaire.

C'est en raison de toutes ces réserves que l'oeuvre de Bethe a paru à tous, plus importante et plus décissive. Bethe en effet ne se contente pas de décrire une méthode capable de colorer les neurofibrilles chez les vertébrés, il accompagne ses descriptions de figures suggestives qui nous font connaître un grand nombre de types cellulaires. Aussi rien d'etonnant à ce que bon nombre de neurologistes, aient octroyé au neurologiste de Strassbourg la priorité pour la démonstration exacte des neurofibrilles chez les vertébrés.

La question d'ailleurs est tranchée d'une autre façon: Nos croyons que cette priorité n'appartient ni à Apathy ni à Bethe, mais á Dogiel. C'est lui qui, en 1893 et en 1895 a décrit et dessiné de façon fort exacte, les neurofibrilles dans la rétine des vertébrés, après les avoir coloré par le bleu de méthylène. Les figures 14 A et B de la planche 10 de son travail de 1893 (1) ainsi que les figures 2 A, 1 B et 1 C de la planche 20 de sa monographie de 1895 (2), peuvent être comparées aux meilleures figures que Bethe, Donaggio et nous avons donné ultérieurement. Nous profitons de cette occasion pour rendre justice à l'illustre histologiste de St. Petersbourg, que nous avons tous peut-être un peu oublié, impressionnés que nous avons été par le succés brillant de Bethe et de son école en ces dernières années. Disons en passant qu'Apathy n'a rendu justice ni à Dogiel, ni à M. Schultze, le premier qui a découvert les neurofibrilles dans le corps cellulaire. Pour faire mieux ressortir l'originalité de ses résultats, Apathy reproche au premier d'avoir souvent pris de simples plissements du protoplasma pour des neurofibrilles, et au second d'avoir commis l'erreur grossière de prendre pour des filaments protoplasmiques la substance interfilaire (3).

(1) *Dogiel:* Zur Frage über den Bau der Nevenzellen &. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLI, 1893.

(2) *Dogiel: Archiv. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLVI, 1895.

(3) A propos des neurofibrilles chez les vertébrés, nous ne devons pas non plus oublier Flemming, qui dans un travail paru en 1895 a décrit et dessiné, moins exactement que Dogiel, il est vrai, la charpente neurofibrillaire des cellules des ganglions rachidiens, ainsi que des dendrites appartenant aux cellules de la moëlle. — *Flemming:* Ueber den Bau der Spinalganglien bei den Säugethieren, etc. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLVI, 1895. Figures 13, 16, 17, planche 19.

Suivant son système d'attaque qui consiste à viser uniquement notre premier travail sur les neurofibrilles, Apathy nous blâme de fonder nos conclusions sur un petit nombre de coupes transversales provenant de la sangsue et de quelques mammifères, dont il se garde bien de dire le nombre. Cette imputation est complètement injuste. Car dans le premier travail, ou dans sa traduction française qui en a été donnée, et dont Apathy a surtout fait usage, nous affirmons en plusieurs points avoir observé le réticulum neurofibrillaire non seulement chez *Hirudo* et *Lumbricus*, mais plus particulièrement chez le lapin jeune et adulte, chez le chat, le chien, le rat, la souris et l'homme. Dans le même travail (1), nous disions que nous nous étions servi des excellentes préparations de deux de nos élèves: Tello pour les batraciens, les reptiles et les oiseaux, et Sanchez pour l'*Astacus fluviatilis* et l'*Helix pomatia*.

Voilà pour le matériel animal qui a servi à notre monographie de 1903 et aux additions introduites dans la traduction française. Ce matériel s'est considérablement accru depuis. Il suffit de voir nos recherches des années 1905, 1906 et 1907 : faisons remarquer que malgré ces nouveaux études, il ne nous a pas été nécessaire de modifier rien d'essentiel dans nos conclusions primitives.

Le reproche qu'Apathy nous adresse à propos de notre technique pour la recherche des neurofibrilles chez les mammifères n'est pas moins gratuit. Suivant lui nos pièces ne sont incluses ni dans la paraffine ni dans la celloïdine, et nous n'étudions que des coupes de trente à cinquante μ d'épaisseur. Apathy pourrait-il nous dire comment il sait que nous ne faisons pas d'inclusion? Il n'a pas examiné nos préparations; son assertion par consequent ne s'appuie que sur la lecture de nos travaux et l'examen de nos figures. Or dans ces travaux, à maintes reprises, nous avons conseillé l'inclusion dans la paraffine ou dans la celloïdine. Qu'on se repporte par exemple à la page 130 de notre première communication, ainsi qu'à la page 404 du résumé qui en parut dans la *Zeitschrift f. Wissenschafliche Mikroskopie*, Bd. XX, 1903 (2). Du reste, il suffit d'examiner, même sommairement, les figures de nos recherches sur le cerveau, le cervelet, la moëlle, les embryons, etc., pour en conclure qu'elles sont dessinées d'après des coupes plus ou moins fines pratiquées dans des pièces incluses.

Cet excellent Apathy a dû pourtant lire quelque part dans nos monographies, peut-être dans l'artide sur la sangsue, qu'il peut être bon par-

(1) *Cajal: Bibliographie Anatomique*, fasc. 1, tome XIV, 1901.

(2) Au paragraphe de l'inclusion nous disons: «Die Stücke werden einige Minuten in distillirten Wasser gewaschen, in Alkohol gehärtet und in Celloidin eingebettet, etc. Die mit Mikrotom angefertigten Schnitte sollen 10 bis 80 μ dick sein, &».

fois, afin de mieux suivre les neurofibrilles dans le neuropylème, d'explorer des coupes épaisses. Et le voilà, en critique impartial et loyal, qui nous attribue l'absurdité d'exécuter et d'examiner toujours des coupes énormes impropres à l'étude.

Aucun scrupule n'arrête le zoologiste hongrois dans son noble désir d'amoindrir la personalité scientifique de son collègue. Pour lui nuire, toutes les armes paraissent permises; ainsi, il laisse croire que nous avons feint d'observer des choses que nous n'avons jamais eu devant les yeux. C'est dans ce but, sans doute, qu'il mentionne la similitude qui existe

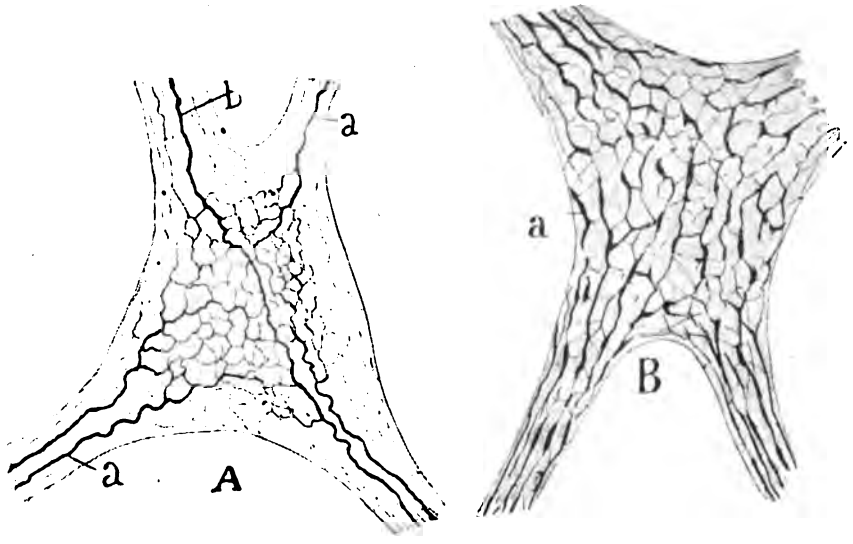


Fig. 1. — Figures des cellules de la moelle epinière auxquelles Apathy fait allusion. — A, figure qui porte le n.° 8 dans notre premier travail sur les neurofibrilles; B, figure 34 de la même brochure.

entre deux des figures publiées dans notre première communication. Il affirme que ces figures (3 et 34) se ressemblent tellement, quoiqu'elles appartiennent à des spéces animales différentes (le chat et le chien) que l'on peut pour ainsi dire les superposer ligne à ligne. Nous mettons ici sous les yeux du lecteur les figures incriminées par Apathy. On jugera ainsi *de visu* de son impartialité et sa bonne foi. Où donc est la superposition exacte des contours? Où se trouve donc l'identité des détails? Apathy n'affirme point l'égalité de structure, mais malignement il la laisse soupçonner. La ressemblance légère de la ligne extérieure dont notre adversaire a tant cherché à tirer parti, s'observe frequemment dans les cellules de la moelle épinière des mammifères, même d'espèce différente. Pour être choqués d'une similitude aussi connue et aussi fréquente, simi-

litude qui s'exagère encore dans le cerveau et le cervelet, il faut n'avoir jamais examiné une seule coupe de moelle épinière. Il arrive souvent, en effet, qu'en comparant plussieurs coupes provenant d'une même région, ou même en étudiant une seule et même coupe, l'on observe des silhouettes de corps cellulaires que se ressemblent bien plus entré elles que ne se ressemblent les figures mises en cause.

Nous n'aimons pas réprondre à une accusation par une autre accusation de peur d'encourir le même blâme que notre adversaire en adoptant ses procédés discourtois. Mais, comme il s'agit d'un auteur du temperament morale d'Apathy, nous croyons utile de signaler que dans ses figures il représente des dispositions totalement dépourvues d'objectivisme. Un grand nombre de savants qui ont eu la bonne fortune de voir les préparations du professeur hongrois, entre autres Retzius, Lenhossek, van Gehuchten, &., n'ont pu apercevoir les réseaux diffus du neuropylème, ni les communications entre fibres sensitives et cellules ganglionnaires motrices, ni les anastomoses dans la rétine, etc. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce point.

Apathy nous reproche également notre obstination à conserver nos convictions. «Cajal, dit-il, ne revient pas sur ses opinions premières. Il n'a jamais, que nous sachions, rectifié ses erreurs. Il confirme au contraire ses opinions, mais sans apporter de nouvelles preuves». Tout cela n'empêche point Apathy de se contredire, un peu plus loin, puis qu'il dit: «Ramon y Cajal a abandonné lui même bon nombre de ses opinions». Il faudrait s'entendre pourtant.

Malheureusement pour nous, c'est trop vrai que nous avons changé plusieurs fois d'opinion; parce que nous sommes persuadés du caractère provisoire de nos synthèses scientifiques et que nos sentons bien l'énorme dispropotion entre l'intelligence individuelle et les formidables problèmes de la nature.

Quiconque a lu nos ouvrages sait fort bien que notre foi dans les théories neurologiques est très peu robuste, et que bien loin de nous en tenir orgueilleusement à la consequence doctrinale, nous nous sommes toujours efforcé d'adapter nos opinions aux découvertes faites par les autres et par nous-même. Quant à notre adhésion à la conception neuronale de His et de Forel, elle provient de ce que cette doctrine est celle qui jusqu'ici s'accorde le mieux avec les faits de morphologie, de structure et d'histogénèse du système nerveux. Mais cette adhésion est purement conditionnelle; elle n'existe qu'autant que les faits ne viennent pas contredire la théorie. En tout cas, elle ne nous a pas empêché de reconnaître

(1) Voyez le prologue de notre livre: *Histología del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados*, tomo I, 1908.

l'existence d'anastomoses dans le grand sympathique de l'intestin des batraciens et des mammifères, dans les corpuscules nerveux perimusculaires des ailes des insectes, etc.; elle ne nous a jamais conduit jusqu'à nier systématiquement l'existence de ponts communiquants chez tous les invertébrés. Bien plus, lorsque nos préparations nous ont montré de façon claire et évidente des cas d'anastomoses, comme par exemple l'appareil réticulaire ou fenètré qui dans les cellules des ganglions sensitifs des mammifères donne parfois naissance au cylindre-axe, nous les avons décrits et figurés sans nous preoccuper de l'embarras dans lequel une interprétation abusive de ces dispositions pourrait jeter les défenseurs de la doctrine du neurone.

Comme nous venons de l'apprendre, l'especialité dialectique d'Apathy consiste, à chercher les contradictions, plus ou moins apparentes, dans les opinions des partisans du neurone, sans tenir compte aucun de l'ordre chronologique suivant lequel elles se sont manifestées. Il éclate de joie comme un enfant, lorsqu'il en recontre. Eh bien nous avons donné occasion innocente à ces petites satisfactions, par notre naïve franchise d'accorder toujours nos opinions à l'état actuel de nos connaissances. Nous avons dit, en effet, dans nos récents travaux «que la méthode au nitrate d'argent n'est pas applicable à tous les invertébrés et qu'elle n'est pas d'une constance absolue». Or quelques années auparavant quand cette méthode n'avait été l'objet que d'un petit nombre d'essais, nous affirmions, au contraire, «qu'elle donnait des résultats constants chez les vertébrés et les invertébrés».

Mais personne n'ignore que les opinions optimistes des créateurs d'une nouvelle technique ont une valeur très relative L'espérance y est par une large part. Pour qui sait comprendre, nos optimismes de la première époque (très communs d'ailleurs parmi les savants, comme nous pourrions le démontrer) ne pouvaient signifier que, chez les vertébrés et invertébrés étudiés autrefois, la méthode avait fourni des préparations plus ou moins démonstratives, et, d'autre part, que ce procédé pourrait être d'une application générale et constante lorsque les conditions de réussité seraient déterminées pour chaque espèce. Pour notre contradicteur, opiniâtrement attaché à la lettre, le sens est tout autre; il prend notre proposition dans un sens absolu comme s'il était possible de faire dans quelque mois des essais sur toutes les espèces zoologiques.

L'austère et conséquent Apathy est-t-il bien sur de n'avoir pas tombé lui aussi dans ces enthousiasmes un peu prématurés? Voyons: A la page 714 de l'ouvrage qui parut en 1896, Apathy affirme : «Que son procédé n'est pas aussi capricieux que celui de Golgi, que les anciennes méthodes à l'or et, dans une certaine mesure, que la méthode d'Ehrlich au bleu de

méthylène». Et vraiment la méthode de Apathy est si peu capricieuse que presqu'aucun neurologiste n'a obtenu jusqu'à ce jour un succès complet chez les vertébrés et les invertébrés. Ni Bethe, ni Prentiss, ni Held, ni v. Lenhossek, ni van Gehuchten, ni Retzius, etc., malgré leur grande habilité et leur grande patience, n'ont pu se servir de la Nachvergoldung dans leurs recherches neurologiques. Ce n'est qu'après des insuccés sans nombre que nous, ainsi que nos aides Tello et Sanchez avons obtenu chez *Hirudo et Aulastomum* quelques coupes où se montrent des neurofibrilles vaguement et incomplètement dessinées.

Malgré les échecs de tous ceux qui ont essayé sa méthode, Apathy n'a point modifié la bonne opinion q'il avait de la constance de son procédé. Ce sont au contraire les autres qui ont dû apporter à cette bonne opinion le correctif nécessaire (1). Or qu'est-il plus honorable confesser loyalement son erreur ou de obstiner au point que les autres la relèvent?

Au reste, on a beaucoup exagéré l'inconstance de notre méthode. Tous ceux qui l'ont essayée à maintes reprises, en employant surtout la fixation par l'alcool ammoniacal, peuvent affirmer que, si la température de l'étuve est bien proportionnée au temps de leur séjour, on obtient chez les mamifères des résultats d'une constance presqu'absolue. A ce point de vue, les nouvelles formules que nous venons d'imaginer, surtout les cinquième, sixième et huitième, rendent le procédé encore plus certain (2). On a également accusé notre procédé de colorer autre chose que les neurofibrilles; nous répondrons tout à l'heure à cette imputation que d'ailleurs peut être adressée à toutes les méthodes neurofibrillaires.

Ce que nous venons de dire suffit pour répondre aux observations de tendance personnelle émises par Apathy. Venons-en maintenant aux arguments scientifiques proprement dits, dont Apathy se sert contre nous.

Pour procéder par ordre, nous nous occuperons successivement des questions suivantes sur lesquelles portent principalement les objections d'Apathy: 1° la prétendue continuité des neurofibrilles ou de leurs éléments constitutifs; 2° la conductibilité du réseau neurofibrillaire; 3° la disposition de ce réseau dans le corps et les expansions des cellules; 4° les variations des neurofibrilles à l'état normal et pathologique.

(1) Malgré son enthousiasme pour les méthodes et l'hypothèse d'Apathy, Bethe dit: «Qu'il a essayé les méthodes à l'or d'Apathy chez les crustacés et qu'à son grand regret il doit avouer n'avoir obtenu absolument aucun résultat». Prentiss, élève de Bethe, ne semble même pas les avoir essayées. Bochenek seul a obtenu de bons résultats chez les Gastéropodes, qui d'ailleurs ne l'amènent pas a confirmer la doctrine de la continuité soutenue par Apathy (Bochenek, Contribution à l'étude du système nerveux des Gastéropodes. *Le Névraxe*, tome III, 1901.

(2) *Cajal:* Quelques formules de fixation, etc. *Trav. du Labor. de Recherches biol.*, fasc. 4, Décembre 1907.

I. Hypothèse de la continuité neurofibrillaire d'Apathy

La doctrine qui porte le cachet original d'Apathy (1), celle dont ce savant s'efforce de démontrer la réalité avec le plus d'ardeur et le plus d'arguments, est celle de la continuité générale des neurofibrilles. Pour lui, ces neurofibrilles ne se terminent ni dans les centres nerveux, ni à la périphérie. Elles constituent pour ainsi dire un système ininterrompu et fermé comme l'arbre sanguin. A l'appui de cette thése, Apathy apporte quatre genres d'arguments. 1° Il a observé directement, affirme-t-il chez les invertebrés des communications intercellulaires dans la chaine ganglionaire, les cellules sensitives de l'Hirudo, l'intestin de la Pontobdella, &. 2° La méthode du nitrate d'argent réduit n'est nullement propre à résoudre le problème des connexions intercellulaires. 3° Il existe des réseaux dans les terminaisons nerveuses périphériques chez les invertébrés. 4° Bethe, Bielschowsky et Held ont vu chez les vertébrés des cas de continuité dans les terminaisons nerveuses centrales. 5° Dans l'embryon d'invertébré et de vertébré les neurofibrilles prennent naissance à la périphérie.

a) *Observation directe du réseau neurofibrillaire chez les invertébrés.*— Avant d'aborder ce sujet, nous aurions vivement désiré avoir sous les yeux quelques préparations originales d'Apathy. Nous aurions pu ainsi déterminer ce que ce savant avait réellement vu. Mais la chose ne nous a pas été possible. Nous lui avions demandé dans une lettre redigée en termes amicaux, de vouloir bien nous prêter, pour quelques jours, quelques unes de ses excellentes coupes *d'Hirudo* et de *Pontobdella*, traitées par le procédé de la Nachvergoldung ou celui d'Ehrlich avec différentiation ammoniacale. Lettre et demande sont restées sans réponse. Force nous est donc de nous en tenir, pour juger de la question, d'une part au jugement de ceux qui ont eu la bonne fortune d'étudier les belles préparations d'Apathy, et d'autre part aux résultats que nous et d'autres neurologistes avons obtenu au moyen de diverses techniques, chez *Hirudo*, *Aulastomum*, *Lumbricus*, *Carcinus maenas*, etc.

L'opinion des histologistes qui ont vu les préparations d'invertébrés executées par Apathy est presque unanime. Van Gehuchten, Retzius, Len-

(1) L'hypothèse de l'continuité a été en réalité soutenue d'abord par Bella-Haller (1885). Nous devons reconnaître cependant qu'Apathy est le premier qui ait essayé de lui trouver un fondement dans des dispositions structurelles nettement visibles. Voir la recente réclamation de priorité de Bella-Haller dans *l'Anatomischer Anzeiger*, Bd. 32, n° 1, 1908.

hosséк en un mot, tous ceux qui en ont parlé dans leurs écrits, sont d'accord, à quelques nuances près, pour affirmer que les belles préparations d'*Hirudo*, *Aulastomum*, et *Pontobdella* ne laissent rien à desirer au point de vue de la différentiation neurofibrillaire. Certains d'entr'eux par contre, émettent des doutes ou expriment des réserves très significatives sur la réalité de quelques faits de structure dont Apathy se sert pour baser sa doctrine de la continuité: ils doutent des comunications directes intercellulaires par voies courtes, ainsi que des jonctions indirectes qui s'établiraient dans le neuropylème ou moyen d'un *Gitterwerk* au réseau diffus de fibres élémentaires. Les partisans enthousiastes d'Apathy eux-mêmes,

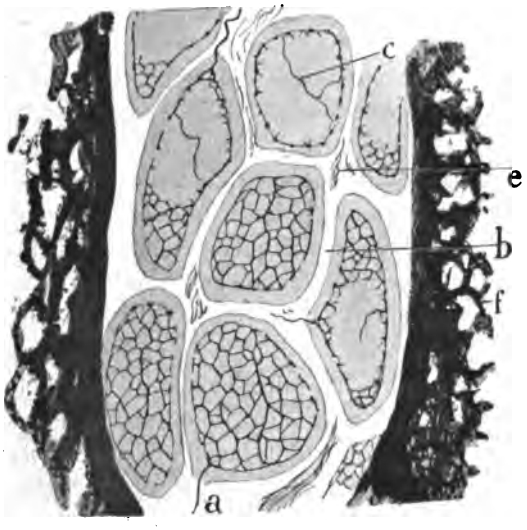


Fig. 2.—Morceau de la rétine de l'Hirudo.—*a*, neurofibrille axonique; *b*, interstice dépourvu de neurofibrilles communicantes. (Nitrate d'argent réduit).

tels Bethe et Prentiss, nient tout caractère diffus au Gitterwerk du neuropylème; ils se refusent à croire à l'union neurofibrillaire obligatoire des fibres afférentes ou sensorielles avec les réseaux intrasomatiques neuronaux; il déclarent que les anastomoses, d'ailleurs peu nombreuses, existent seulement ou presque uniquement dans le neuropylème. D'autres investigateurs comme Azoulay et Nageotte, qui se sont servi d'autres méthodes, n'ont pas davantage constaté la réalité du réseau diffus chez Hirudo, et Nageotte a même prouvé par une technique appropriée, que les réseaux des cellules de la rétine sont absolument indépendants les uns des autres, malgré l'affirmation contraire d'Apathy. Enfin tout recemment Mencl de Prague (1), en explorant la *Punktsubstanz* chez les hirudinées ne parle que de plexus terminaux et pas de réseaux diffus.

(1) *Mencl. Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. 89, 1908.

Nous avons de notre côté, avec Sanchez (qui a dedié plus de deux années de travail à ce sujet) et depuis notre première communication en 1903, cherché avec l'attention la plus soutenue, des anastomoses directes et indirectes dans les préparations effectuées soit par la méthode du nitrate d'argent réduit, soit par celle d'Ehrlich avec différentiation ammoniacale d'Apathy. Les résultats ont été toujours négatifs. Les voici résumes: *a*) Les coupes fines et les coupes relativement épaisses avec neurofibrilles intra et extracellulaires bien colorées, ne permettent pas de suivre complètement les expansions cellulaires, ni de déterminer la forme que prennent leurs connexions; *b*) On n'y réussit pas davantage dans les ganglions colorés par le bleu de méthylène avec différentiation à l'ammoniaque; car, toutes les fois que les fibrilles les plus tenues (filaments élémentaires?) se sont différenciées dans le neuropylème, la complication et la densité du plexus interstitiel ont été telles, que toute tentative faite pour déterminer le trajet des ramifications sensitives ou des expansions cellulaires était absolument vaine. Aussi, la fig. 1.ª de la planche 27 du travail d'Apathy nous semble être le résultat d'une illusion. *c*) Jamais nous n'avons aperçu dans nos préparations des voies d'union neurofibrillaire courtes comme celles qu'Apathy représente dans la rétine de *l'Hirudo* (fig. 2, 3 et 4, pl. 30). *d*) Il nous a été impossible de découvrir dans nos préparations les anastomoses de quatrième et cinquième classes d'Apathy, c'est-à-dire, celles qui ont lieu par des ponts neurofibrillaires communiquants entre cellules voisines (fig. 10, Tab. 29) et celles qui s'établissent par l'intermediaire du *Gitterwerk* du neuropylème (fig. 1, Taf. 27). Et cet insuccés est toujours survenu dans des préparations, où cependant la différentiation neurofibrillaire de la substance ponctuée était poussée fort loin.

Voici des figures de cellules et de plexus neurofibrillaires tirés du système nerveux de l'Hirudo. Sur la fig. 2 où sont représentées plusieurs cellules de la rétine, on voit que le réseau neurofibrillaire, d'ailleurs fort bien décrit par Apathy, est parfaitement indépendant dans chaque cellule. Aucun pont unitif n'existe entre ces éléments, comme Nageotte l'avait montré. Il en est de même dans les cellules sensitives, entre lesquelles nous n'avons jamais observé ces bras protoplasmiques unitifs que l'on voit dessinés sur la fig. 6, Taf. 29 du travail d'Apathy. Dans les cellules nerveuses bipolaires oesophagiques représentées sur notre fig. 3, *d*, *b*, l'expansion radiale externe formée par une seule neurofibrille, se divise à maintes reprises sous la basale, ainsi qu'Apathy l'avait signalé; mais les branches tangentielles de ces divisions ne présentent aucune tendance à s'anastomoser.

Dans la fig. 4, *b* nous reproduissons une disposition très intéressante et

plus decisive encore contre la théorie de la continuité. Dans la couche musculaire de la cavité pharyngienne de *l'Hirudo* on rencontre plusieures neurofibrilles radiées qui émanent très probablement d'un corpuscule sensitif bipolaire, dont le corps n'attire pas l'argent colloïdal. Ces neurofibrilles, après avoir marché en ligne presque droite vers l'épithélium, se terminent brusquement en dessous de ce derniér, au moyen d'une

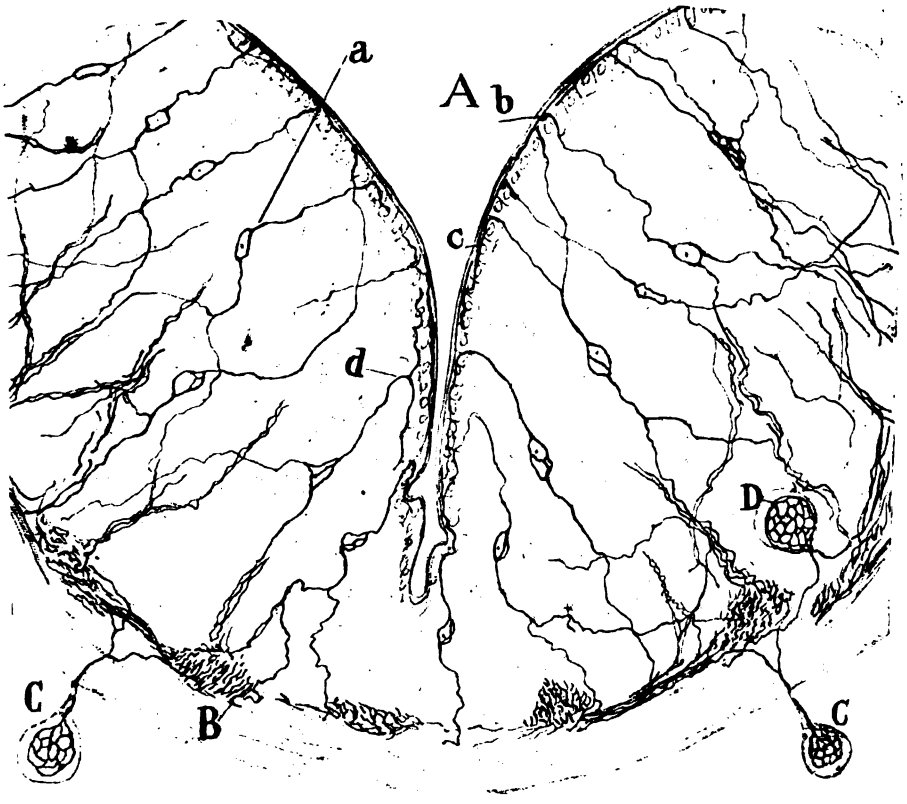


Fig. 3. — Coupe de la couche musculaire de l'oesophage de *l'hirudo medicinalis*. — *a*, cellules sensitives ; *b*, branches periféríques marchant en dessous de la cuticule ; B, plexus nerveux musculaire.

pointe pâle, dépourvue de ramifications (fig. 4, *b*). Voilà donc une véritable terminaison neurofibrillaire, au lieu du réseau diffus supposé par Apathy.

Enfin sur la fig. 5 on voit entrer dans le neuropylème plusieurs faisceaux neurofibrillaires, issus de cellules appartenant aux types moteur et sensitif d'Apathy. On y remarquera aisement qu'il n'existe point de communications, ni entre les neurofibrilles qui se détachent des cylindres-axes, ni entre les branches très délicates (ou fibrilles élémentaires

d'Apathy) émises par les neurofibrilles elles mêmes: toutes se perdent dans le plexus enchevêtré du neuropylème.

b) *L'insuffisance supposée de la méthode au nitrate d'argent réduit pour résoudre le problème des connexions intercellulaires.*—Pour répondre à ces observations, Apathy dira sans doute, comme Bethe qui le premier s'est servi de cet argument : La méthode Cajal fournit des résultats très incomplets ; elle est incapable d'impregner les ramifications ultimes ou fibrilles élémentaires des neurofibrilles dont le Gitterwerk du neuropylème est formé. Elle n'est pas davantage à même de colorer les ponts

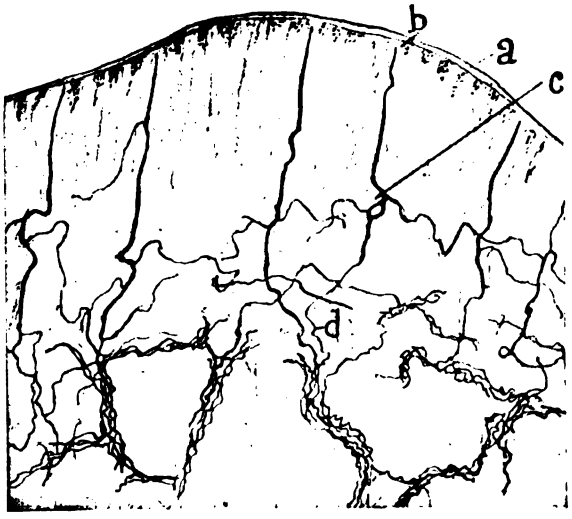


Fig. 4. — Morceau de la paroi pharyngiènne de la sangsue. — *a*, cuticule supraépithéliale; *b*, pointe terminale d'une neurofibrille; *c*, région qui semble correspondre au corps d'un neurone sensitive; *d*, branches descendantes allant à un plexus nerveux intramusculaire.

neurofibrillaires tendus entre les cellules rétiniennes, etc. etc. La discussion entrée dans cette voie, ne prendra jamais fin tant que nous ne connaîtrons pas, de façon authentique, les résultats obtenus par Apathy à l'aide de sa méthode à l'or et de notre procédé à l'argent réduit. A en juger par ses paroles il a dû peu ou mal essayer ce procédé, comme s'il avait besoin, dans son but tactique, de discréditer la technique de son adversaire.

Nier que le procédé du nitrate d'argent réduit donne parfois lorsqu'on l'emploie selon la première formule, des résultats quelque peu inconstants chez la sangsue, et cela pour des raisons qui ne sont pas encore bien déterminées ; nier que parfois il donne des colorations pâles et incomplètes serait enfantin de notre part. Mais si l'on répète les essais on parvient

facilement à des impregnations magnifiques, absolument comparables pour le moins, à en juger par les dessins d'Apathy, aux coupes les mieux différenciées du procédé de la Nachvergoldung. Les résultats sont encore plus constants lorsqu'on applique notre méthode à *l'Aulastomum*, surtout après fixation par l'alcool ammoniacal et dans certaines conditions que fera connaître le travail de Sanchez. De fait, l'absence des anastomoses a été démontrée par nous, non seulement dans les préparations executées par la méthode du nitrate d'argent réduit mais aussi dans celles colorées à l'aide du bleu de méthylène avec différentiation ammoniacale.

Et à ce propos, donnons encore ici un échantillon remarquable de la dialectique d'Apathy. On n'ignore point, que ce savant a trouvé les communications intercellulaires surtout dans les préparations effectuées au moyen du bleu de méthylène. Il a, affirme-t-il, reussi à y différencier les fines fibrilles élémentaires qui naissent des bulbes, en apparence terminaux, des fibres sensitives. Il est clair que dans les coupes traitées par la *Nachvergoldung*, et comptant 10 μ d'épaisseur, non seulement est difficile, comme Apathy lui même le confesse, l'observation des communications intercellulaires, mais elle est impossible. Or, et c'est là le plaisant de la chose, Apathy, qui nous critique sévèrement pour avoir employé parfois des coupes d'un demi-dixième ou d'un dixième de millimètre, Apathy, qui nous objecte que dans des coupes aussi épaisses, il est impossible de suivre les fines neurofibrilles, Apathy, *examine au microscope des ganglions entiers de la sangsue qu'il fixe au picrate d'ammoniaque, conserve dans la gomme et écrase entre deux lames de verre!* Et c'est sur de pareilles préparations qu'il prétend avoir vu et suivi les communications intercellulaires, les fibres dont les plus fines ont, selon lui, un diamètre de 1/20 el de 1/10 de μ! Nous demanderions volontiers à Apathy de quel objectif il s'est servi pour cet examen. Nul n'ignore, en effet, que les objectifs dont la distance focale permet l'examen de ganglions entiers ne possédent point un pouvoir résolvant capable de montrer nettement des fibres de 0.1 μ. Quant aux objectifs à grand angle d'ouverture, tels que les apochromatiques de 1.30, 1.40 et 2 mm. de Zeiss, ils ne peuvent, en aucune façon, s'appliquer à l'examen d'un bloc traslucide, rempli de fibres colorées. Car leurs ramuscules ultimes forment par leur enchevêtrement un plexus si touffu qu'il serait témeraire, de prétendre que l'on peut poursuivre dans les divers plans de la préparation une fibre élémentaire isolée ou un groupe de fibres du Gitterwerk. Vraiment, Retzius et van Gehuchten ont bien raison à critiquer une techniqne si susceptible de grossières erreurs.

En somme, les prétendus faits positifs d'anastomose qu'Apathy a décrits et dessinés chez les invertébrés sont le produit d'illusions ou d'in-

terprétations erronées. A notre avis, le seul fait de quelque valeur apporté par le zoologiste hongrois à l'appui de sa théorie de la continuité, est une observation négative: On n'a jamais pu apercevoir dans les meilleures préparations neurofibrillaires l'extrémité libre d'une fibrille élémentaire.

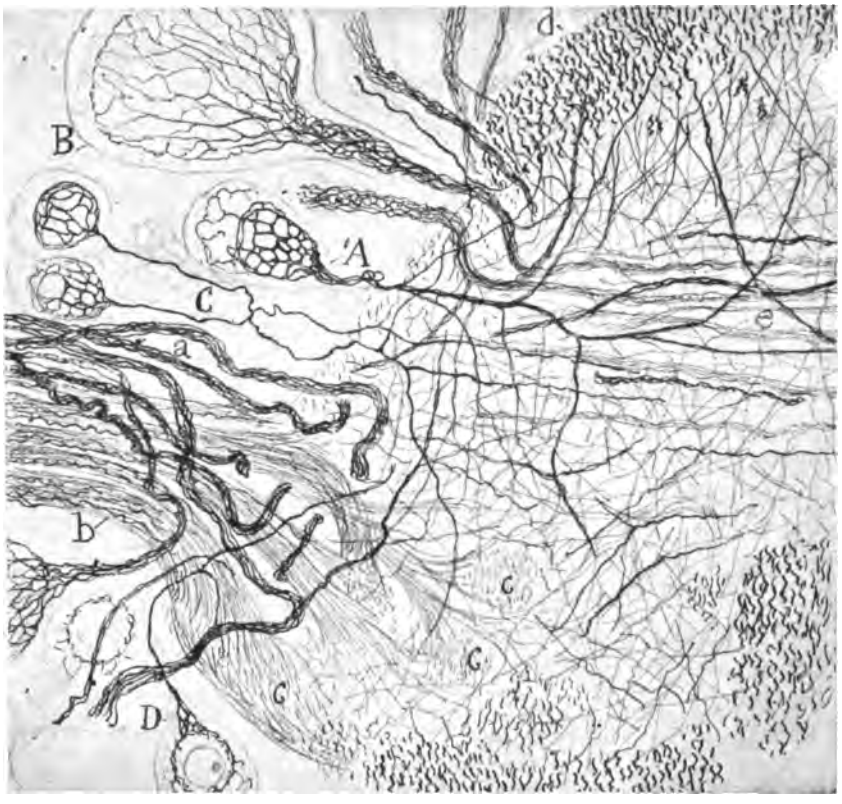


Fig. 5. — Morceau latérale d'une coupe frontale quelque peu oblique d'un ganglion abdominal de la sangsue (argent réduit). Dans le neurophilemme on observe un plexus fort compliqué dont les dernières branches deviennent si pâles et fines qu'elles se subtraent à l'observation. Les neurofibrilles sensitives surtout affectent une délicatesse extraordinaire. — *a*, fibres motrices; *b*, fibres afférentes ou sensitives; *c*, faisceaux longitudinaux de neurofibrilles sensitives, très minees; A, pénétration dans le neuropylèmme d'un axone très ramifie. C, axones de neurones petites; B, neurone à grande taille.

Mais ce fait qui pour Apathy constitue un argument irrésistible est loin d'être concluant. De deux choses l'une : ou les fibrilles élémentaires se soustraient au regard en se continuant par un système de filaments anastomosés d'une tenuité extrême *(fibres élémentaires)*, ou plutôt aprés avoir pâli et être devenues invisibles, elles se terminent librement, en pointes très fines, enveloppées ou non dans une certaine quantité de neuroplasma.

Ces deux suppositions sont possibles, mais la dernière est plus logique et plus naturelle, car elle s'accorde parfaitement avec les faits évidents de terminaison libre que les méthodes plasmatiques de Golgi et d'Ehrlich revèlent chez les vertébrés et les invertébrés ; elle s'accorde également avec un grand nombre d'inductions physiologiques et anatomo-pathologiques du meilleur alloi. L'invisibilité des extrémités libres nous parait d'autant plus vraisemblable que chez les mammifères, dont les préparations sont plus propres que celles des invertébrés pour comparer les résultats fournis par les méthodes plasmatiques et les procédés neurofibrillaires, on voit toujours la charpente neurofibrillaire des dendrites et des ramifications cylindre-axiles fines, pâlir et s'amincir de façon extraordinaire et enfin devenir invisibles *bien avant d'atteindre les dernières ramifications qui sont impregnables par les procédés de Golgi et d'Ehrlich.* Tel est le cas, par exemple, pour les dendrites du cerveau et du cervelet, pour les collatérales cylindre-axiles du cerveau, les axones du type sensitif de Golgi, etc.

Apathy a vraiment une logique bien singuliere. Il raisonne comme le bucheron qui, occupé à déterrer les racines d'un arbre, croirait que les radicules les plus délicates et les plus profondes s'unissent à celles des troncs voisins et se continuent avec elles, simplement parce que du point où il est, il n'en distingue point les extremités enfouises dans la terre!

Quant aux réseaux décrits par Prentiss dans le neuropylème *d'Hirudo* traitée par la méthode de Bethe, ils sont trop grossiers (à supposer même que l'auteur ait exagéré, en dessinant, le diamétre des fibres) pour qu'on puisse les considérer comme des portions bien délimitées et bien individualisées du *Gitterwerk* élémentaire d'Apathy. (Comparez aux fig. 1, 2, 3, etc. du travail de Prentiss, notre fig. 5 où l'on voit des neurofibrilles telles qu'elles apparaissent dans nos préparations). Il y a lieu de croire que Prentiss à pris pour des anastomoses des agglutinations accidentelles de neurofibrilles relativement épaisses faisant leur entrée dans le plexus terminal. Quant à Bochenek, l'un des rares savants qui ait appliqué avec succés la méthode de la *Nachvergoldung* d'Apathy aux gastéropodes, il ne s'est pas même occupé des anastomoses du neuropylème.

Quoiqu'il en soit, nous ne voulons pas prétendre qu'il n'existe absolument pas de communications intercellulaires chez les invertébrés. Tout ce que nous affirmons c'est que nous n'en avons pas vu. Elles pourraient exister, dans certains cas particuliers, comme chez l'hydre d'après les recherches de Wolff et d'autres chercheurs, comme dans l'intestin de Pontobdella, ainsi que le soutient Apathy, comme chez les ascarides suivant les récentes descriptions de Deinecka. Du reste, chez les inverté-

brés nous avons nous même signalé, il y a longtemps, l'existence d'anastomoses par bras protoplasmiques, dans certains types de cellules nerveuses de l'intestin (1). Nous ne serions pas davantage étonné si l'on rencontrait des cellules nerveuses à double noyau dont ces organes un peu distants, seraient unis par un bras protoplasmique, formant ainsi ce *syncytium* dont Schiefferdecker, neuroniste convaincu pourtant, admet l'existence dans des cas speciaux. Mais même en les acceptant comme exacts, ces exemples exceptionnels de communications intercellulaires ne diminuent en rien, ni la portée ni la valeur de la doctrine du neurone, car elle a pour base les faits certains de morphologie et de connexions intercellulaires que l'on a découverts dans les centres nerveux les plus différencciés des vertébres et des invertébrés.

c) *Réseaux terminaux sensitifs et moteurs chez les invertébrés.*—Apathy pense que chez les invertébres, tout comme chez les vertébrés, les terminaisons périphériques ont lieu non par des arborisations libres, mais par des réseaux diffus de neurofibrilles formant entre plusieurs tubes nerveux l'analogue du système capillaire entre les artéres et les veines. Aussi d'apres lui, les terminaisons périphériques que l'on a décrites chez les vertébrés, les plaques motrices, les corpuscules sensoriels, etc., ne sont elles que des produits artificiels des réactifs (2).

Cette assertion n'aurait par elle même rien de surprenant.

Ce qui est vraiment étonnant c'est qu'Apathy lui même dans ses figures concernant les terminaisons nerveuses chez les hirudinées (principal fondement de sa théorie) ne *reproduit pas des réseaux mais des ramifications et des plexus dont les filaments le plus délicats se dérobent à l'observation.* D'où l'on tire la conséquence que le pretendu réseau terminal represente une pure vue de l'esprit que le crayon du dessinateur (plus fidèle que le savant à l'objetivisme de l'image microscopique) s'est prudemment abstenu de copier. (Voyez ses figures 3 et 4 reproduissant des terminaisons sensitives chez la sangsue).

Quant aux faisceaux de fibrilles intraprotoplasmiques et aux réseaux diffus que décrit Apathy respectivement dans les cellules épithéliales et dans les tubes glandulaires (épithélium vibratile, néphridies, etc.), nous doutons fort qu'il s'agisse là de véritables neurofibrilles. En tout cas, ici également, le crayon du dessinateur s'est refusé à suivre la fantaisie du théoricien, puisqu'il n'a point tracé les prétendues communications entre

(1) *Cajal : Trabajos del Lab. de Histol. de la Facul. de Med. de Barcelona.*
— II El plexo de Auerbach de los batracios (méthode d'Ehrlich). Febr. 1892.

(2) En exposant cette opinion tout à fait extravagante, Ruffini demande, à Mr. Apathy non sans quelque malice, s'il croit qu'un corpuscule de Pacini ou de Meissner est un produit artificiel. Ruffini, *Monit. Zool.*, An. XVI, n° 7, 1906.

ces faisceaux de filaments intraprotoplasmiques et les fibres nerveuses périphériques.

Les vertébrés ne sont pas non plus un champ favorable à la conception d'Apathy. Toutes les recherches que nous avons faites sur les plaques motrices des oiseaux et des mammifères, recherches confirmées et amplifiées par Tello; tous les travaux de ce dernier, de Botezat, de London, de Kolmer, et surtout de Dogiel sur diverses espèces de terminaisons sensitives, prouvent que, dans les préparations effectuées par les méthodes neurofibrillaires, on ne voit jamais de réseaux diffus, mais des ex-

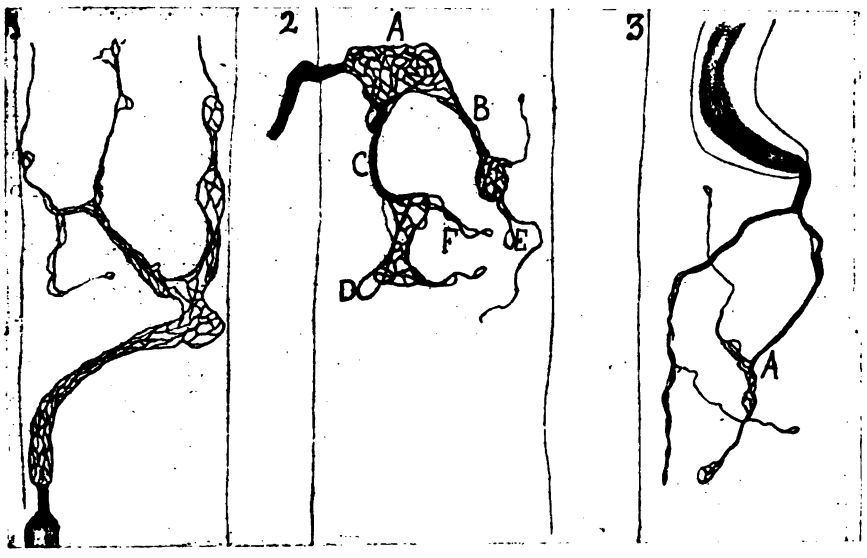


Fig. 6. — Neurofibrilles des plaques motrices du lapin (d'après Tello).

pansion libres, et à l'extrémité de ces expansions un réseau intra-protoplasmique dont les caractères sont identiques à ceux du réseau intrasomatique, c'est-à-dire, un lacis de neurofibrilles immergées dans une certaine quantité de neuroplasma. Toujours, dans ces préparations, on voit les ramuscules les plus tenus se terminer soit par une anse neurofibrillaire absolument libre, soit par un petit anneau aux contours parfaitement nets. La figure 6, A, que nous empruntons au travail de Tello apprendront mieux que la description la plus détaillée, l'aspect et la disposition des neurofibrilles dans les appareils sensitifs périphériques. Van de Velde en se servant de la méthode de Bielschowsky (1) a vu, lui aussi, ces dis-

(1) *Van de Velde:* Die fibrilläre Struktur in den Nervenorganen der Vögel und der Säugethiere. *Anat. Anz.*, Bd. XXXI, 1907.

positifs réticulés dans l'intérieur des expansions terminales, c'est-à-dire, seulement dans le protoplasma colorable par le bleu de méthylène. Bielschowsky lui-même, en collaboration avec Brühl (1), decrit des anses, des anneaux, des réseaux neurofibrillaires dans l'épaisseur des ramifications du nerf vestibulaire, au lieu du réticulum diffus imaginé par Apathy.

L'existence des fibres ultraterminales signalées par Ruffini dans les plaques motrices des vertébrés ne viennent pas à l'encontre de la doctrine des terminaisons libres, car ce savant a montré que les fibres ultraterminales se terminent elles-mêmes sous la forme de petites plaques, tantôt sur la cellule musculaire innervée par l'arborisation d'origine, tantôt sur les cellules musculaires voisines. Il en va de même pour les fibres sensitives ultraterminales décrites par Dogiel et Stameni dans les terminaisons sensorielles, celles de Timotew par exemple. Les extrémités ultimes étudiées par la méthode du nitrate d'argent réduit, se montrent formées par des anses ou des réseaux neurofibrillaires inclus dans le protoplasma des expansions et non point par un réticulum diffus de neurofibrilles élémentaires unissant entre elles plusieurs expansions (2).

d) *Terminaisons nerveuses dans les centres.*—Arnold, Retzius, Smirnow, Ehrlich et d'autres encore, ont montré, il y a déjà longtemps, par l'emploi du chlorure d'or ou du bleu de méthylène, qu'il existe des arborisations nerveuses placées autour et au contact des cellules nerveuses des ganglions rachidiens et sympathiques. Nous même avons fait semblable démonstration, grâce aux méthodes de Golgi et d'Ehrlich, dans un grand nombre de cellules de l'axe encéphalo-rachidien, corbeilles de Purkinje du cervelet, foyers moteurs de la moëlle et du bulbe, dans le noyau rouge, dans l'écorce cérébrale, etc. Kölliker, v. Lenhossek, Retzius, van Gehuchten, Held, P. Ramon, Lugaro, Dogiel, Meyer et bien d'autres encore ont, eux aussi, constaté ce genre de connexions dans

(1) *Bielschowsky u. Brühl: Anat. Anz.*, Bd. XXXI, 1907.

— *Bielschowsky u. Brühl:* Ueber die nervösen Endorgane im häutigen Labyrinth d. Säugethiere, *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. LXXI, H. 4, 1907. D'après ces savants le réseau terminal des calices nerveux pénétrerait, suivant les idées de Held, dans le protoplasma des cellules ciliées. Si l'on examine les figures qui accompagnent le travail de ces savants, on constate la possibilité d'une erreur; le réseau pourrait être franchement péricellulaire, ce que les recherches déjà anciennes de Retzius et de Lenhossek nous avaient déjà appris. La prétendue incrustation ou pénétration n'est peut être qu'une apparence due à l'intimité du contact entre les deux surfaces d'articulation.

(2) *A. Ruffini:* Le espansione nervose periferiche, alla luce dell'analisi moderna. *Monit Zool.*, Ital., An. XVI, N° 7, 1906.

(3) Van de Velde, qui a coloré, au moyen de la méthode de Bielschowsky les fibrilles ultraterminales des corpuscules de Meissner, les représente sous la forme de massues réticulées et terminées sur les cellules épithéliales du corps de Malpighi, situé au-dessus.

quantité de régions du système nerveux. Mais la mode existe en science tout comme dans la toilette; elle y est peu-etre même plus tyrannique. Or, les arbitres de la mode histologique déclaraient que l'ère de la méthode de Golgi était passée. Des chercheurs qui avaient à peine utilisé cette technique ou qui l'avaient toujours regardé avec une antipathie incomprehensible, décrétèrent que les révélations du procédé d'imprégnation au chromate d'argent étaient non seulement incomplètes mais susceptibles d'induire dans les plus grossières erreurs. Ce blame atteignait même, en partie du moins, la méthode d'Ehrlich. En un mot, toutes les techniques aptes à montrer d'une façon nette et précise les nids nerveux et la terminaisons libre des dendrites étaient stigmatisées. Le public histologique, ainsi détourné des méthodes électives énergiques et précises, fut ensuite, sous les prédications de Bethe et de Nissl, largement entrainé vers les procédés nos électifs, tout particulièrement vers certaines techniques neurofibrillaires qui, d'une part, sont inaptes à manifester de façon claire et exacte la terminaison des fibres nerveuses et des dendrites, mais qui d'autre part sont fort propres à colorer en même temps que les appendices des cellules nerveuses, des éléments qui n'ont rien de nerveux comme le réseau pericellulaire de Golgi (1), les fibrilles névrogliques et des produits de coagulation du plasma interstitiel.

Aussi, quel tolle parmi les antineuronistes quand le procédé du nitrate d'argent fut connu! Il imprégnait spécifiquement les neurofibrilles, mais en même temps il présentait les terminaisons nerveuses avec les mêmes caractères que la méthode de Golgi. Le camp des partisans de la continuité en fut soulevé d'indignation. Une méthode qui confirmait les renseignements de celle de Golgi ne pouvait aucunement être exacte! La méthode de Donaggio fut aussi quelque peu critiquée. Il fallait, (la tactique défensive des partisans de la théorie de la continuité, l'exigeant ainsi) que notre procédé donnat des résultats incomplets, des coalescences entre les neurofibrilles, des colorations d'éléments non nerveux, enfin, chose plus grave, il fallait qu'elle ne fusse pas puissante à décéler les plus fines neurofibrilles extracellulaires. Naturellement, pour eux les méthodes d'Apathy, de Bethe et de Bielschowsky étaient exemptes de tous ces défauts.

Nous avons déjà déclaré que le procédé du nitrate d'argent réduit n'est pas, de notre propre avis, impeccable. Il possède comme toutes les autres

(1) Ce réseau que Apathy et presque tous les auteurs attribuent à Golgi a été en réalité découvert par nous à l'aide du bleu de methylène. Après nous, Golgi et aussi Bethe et Donaggio, en ont donné une description plus exacte; Voyez Cajal: Las células de axon corto de la capa molecular del cerebro, &. *Rev. trim. micr.*, tomo II, 1897.

méthodes employées dans l'étude de la texture nerveuse, ses avantages et ses inconvenients. Nous lui préférons, par exemple, les techniques de Donaggio et de Bielschowsky lorsqu'il s'agit d'obtenir une coloration étendue et régulière des neurofibrilles intrasomatiques dans la moelle épinière adulte des grands mammifères, tels que l'homme. La technique de Bielschowsky, en particulier se prête fort bien, grâce à la regularité de ses résultats, aux recherches d'anatomie pathologique humaine. Mais quand il est question d'embryons, de foetus ou d'animaux jeunes, quand, d'une façon générale on a besoin d'imprégner des organes petits et difficiles, nous recourons de préférence à notre méthode. En outre, il est un domaine des recherches nerveuses dans lequel notre procédé n'est ni égalé ni surpassé par aucun autre, c'est précisément celui qui fait l'objet de la présente discussion. Lorsqu'on desire constater comment se terminent les fines dendrites, les nids pericellulaires, les *Endfüsse* (pieds terminaux) de Held, etc., on recourt à notre technique. C'est ainsi que van Gehuchten, Held, Holmgren, Mahaim, Marinesco, etc., s'en sont servi dans leurs travaux. D'autre part, les incertitudes et les restrictions auxquelles notre procédé était naguère soumis, ont presque entièrement disparu grâce à l'emploi des fixateurs et surtout grâce au traitement préalable des pièces par le formol, l'alcool ammoniacal, l'alcool additionné de nicotine, de pyridine et d'autres accélérateurs (1).

Lorsque les conditions sont favorables, notre procédé, ainsi modifié produit un contraste parfait entre les neurofibrilles et le neuroplasma. Dans les fibres moussues, dans les boutons terminaux de la moëlle épinière, dans les nids des cellules de Purkinje, dans les plaques motrices, les terminaisons sensitives, etc., on obtient, souvent, un réticulum de filaments noirs qui se détachent nettement sur un fond jaune pâle incolore et transparent. Nous ne nous attarderons pas à démontrer que les défauts reprochés à notre procédé par Apathy (coloration du réseau péricellulaire de Golgi, coloration des fibres nèvrogliques, formation de précipités dans les espaces perisomatiques, etc.) sont tout-à fait imaginaires. Nous ne relèverons pas davantage sa critique injuste et toute gratuite des résultats fournis par notre procédé lorsqu'il dit: «il faut n'accepter que sous réserves, non seulement les résultats négatifs de Cajal, mais aussi les résultats positifs».

Discuter au moyen d'affirmations générales, sans preciser ni citer des cas, sans indiquer les techniques incriminées, peut avoir ses commodités, mais présente également des dangers. Car enfin, Apathy devrait bien nous dire, sans faux fuyant, quand et comment nous avons commis l'erreur de

(1) *Cajal: Trav. du Lab. de Recher. biol.*, tome V, 1907.

prendre des précipités pour des fibres nerveuses, ou des filaments de névroglie pour des neurofibrilles; il devrait nommer le savant qui, par notre procédé du nitrate d'argent réduit est parvenu à imprégner la névroglie ou le réseau péricellulaire de Golgi (1).

L'energie et l'opiniatreté que nous avons mises à nier le caractère nerveux de certaines dispositions réticulaires (réseaux de Golgi, filaments névrogliques, précipités, etc.) soutenu par Bethe, Auerbach, Held, Meyer, Wolff, Bielschowsky, etc., produites autour des cellules et dans les plexus cylindraxiles par quelques procédés neurofibrillaires plus ou moins électifs (et jamais par notre procédé), prouvent assez que nous ne sommes pas tombés dans l'erreur que nous reproche Apathy. Pour nous, en effet, une fibre de plexus péricellulaire n'est une branche nerveuse qu'à la condition expresse, d'être constante et d'être en continuité évidente avec les fibres nerveuses afférentes.

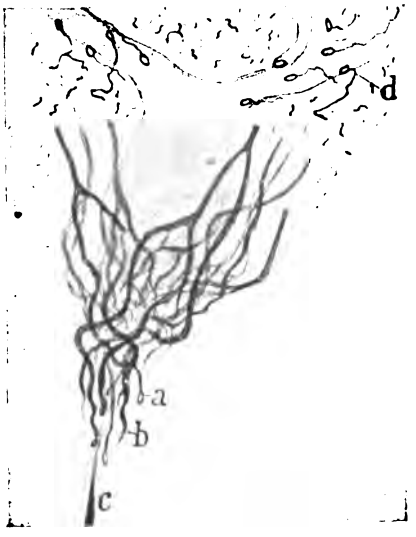


Fig. 7. — Fibres terminales du pinceau descendant de la corbeille qu'entoure les cellules de Purkinje (homme âgé de 50 ans). *a*, fibre terminée par un petit renflement; *b*, fibre achevée en pointe; *c*, axone de Purkinje. — Dans la portion supérieure de la figure, nous avons fait abstraction des fibres nerveuses constituant la corbeille et nous avons dessiné les fibrilles et les anneaux terminaux placés sur les tiges de la cellule de Purkinje *(d)*.

En résumé, et sans méconnaitre les avantages des autres techniques neurofibrillaires, nous croyons en toute sincérité, malgrè l'opinion contraire de Bethe, d'Apathy et de ses élèves, que la méthode du nitrate d'argent réduit, convenablement appliquée, est parfaitement apte à résoudre le problème des connexions intercellulaires et des terminaisons nerveuses. Nous ne sommes point seul de cet avis : van Gehuchten, Michotte, Tello, P. Ramon, Athias, Dogiel, Marinesco, von Lenhossék. London, Kolmer, Botezat, Retzius, Nageotte, Levi, Mahaim, Holmgren, Held, Perroncito, Guido Sala, Azoulay, etc., ont employé avec confiance notre

(1) Las formules à fixation à l'alcool pur ou à l'alcool ammoniacal &., ne colorent jamais dans les centres nerveux que les neurofibrilles et les sphérules du noyau. Seulement la formule 1° (immersión directe en nitrate d'argent), colore, bien que très rarement, les conduits de Holmgren.

méthode dans la recherche des rapports interneuronaux ou dans l'étude des dernières terminaisons des fibres nerveuses néoformées.

Nous allons maintenant examiner succintement un certain nombre de cas de terminaisons nerveuses, indiscutablement libres, chez les vertébrés. Ces cas ont été étudiés plus en détail dans nos travaux de ces dernières années.

a) *Corbeilles des cellules de Purkinje.*—La fig. 7, *a*, *b* représente avec toute l'exactitude possible, le détail du pinceau terminal des corbeilles de Purkinje du cervelet humain. Les fibres les plus longues qui accompagnent l'origine du cylindre-axe de Purkinje se montrent sous la forme de petits paquets de neurofibrilles denses et plus ou moins flexueuses. Après s'être peu à peu amincis, après avoir progressivement pâli, ces paquets neurofibrillaires se terminent, soit par un renflement sphéroïdal (*a*), soit par une pointe presque homogène et faiblement colorée (*b*). Pendant leur trajet, plus ou moins parallèle, ces paquets de neurofibrilles se touchent parfois, sans cependant jamais s'anastomoser. Il est très rare en effet, d'y observer les dispositions en arcs et les rétrogradations de ramuscules supposés par Bielschowsky et Wolff. Chez l'homme et chez les mammifères l'immense majorité des fibres terminales des corbeilles se comportent comme nous l'avons dit; elles s'achèvent par une pointe qui s'appuie tantôt sur la cellule de Purkinje, tantôt sur la portion initiale du cylindre-axe de cette dernière. Les dispositions en anse sont un peu plus fréquentes chez les oiseaux comme nous l'avons fait remarquer dans un autre travail. Mais même chez ces animaux, le nombre des fibrilles qui se terminent en pointe de pinceau constitue encore de beaucoup le plus grand nombre.

Que faut-il donc penser des réticulums décrits et figurés il y a quelque temps par Held, signalés de nouveau par Wolff et Bielschowsky et invoqués par Apathy comme des preuves de la continuité des neurofibrilles chez les vertébrés? C'est que Held a pris des contacs ou des agglutinations longitudinales dues aux réactifs, pour des anastomoses de fibres nerveuses, et que Bethe, Bielschowsky et Wolff ont du colorér simultanément et ensemble, la corbeille de Purkinje, le réseau péricellulaire de Golgi et peut-être aussi des filaments névrogliques, car, ne l'oublions pas, leurs procédés ne colorent pas exclusivement les neurofibrilles. A ce point de vue notre procédé (fixation alcoolique ou alcoolique ammoniacale) n'offre pas ces inconvenients, car il n'imprégne jamais — nous tenons à le repetér — ni la névroglïe ni le réseaux péricellulaire de Golgi.

Une réflexion s'impose à propos de Bielschowsky. Sur les préparations de cervelet dont ce savant a eu l'extrème obligeance de nous faire présent, sur celles qu'il a eu aussi la bonté de nous montrer lors de notre

dernier voyage à Berlin, les corbeilles de Purkinje présentent exactement l'aspect qu'elles ont sur nos préparations (sauf qu'elles apparaissent plus pâles et moins riches en fibres); on n'y voit aucune trace de réticulum. Sur les figures qui illustrent le travail de Bielschowsky et Wolff (1) il en est de même il n'existe point de réticulum bien net. Que l'on examine par exemple la fig. 14 dessinée par eux comme preuve de l'existence d'un réseau; il est impossible de décider si ce qui a été repro-

Fig. 8. — Grains et fibres moussues du cervelet du chat adulte: A, grain; B, cellule étoilée ou de Golgi; *a*, arborisation dendritique des grains; *b*, fibres moussues passant à côté des cellules de Golgi; *c*, tige d'une fibre moussue; *d*, arborisation de cette dernière.

duit est un plexus ou un réseau. Quant aux corbeilles représentées sur les fig. 1 et 4 (PA) on y voit nettement les dispositions que nous avons décrites; les fibres se terminent librement en pointe sur le côté de la portion encore nue du cylindre-axe de Purkinje. Nous pouvons donc répéter ici la remarque que nous avons faite au sujet des dessins d'Apathy; le crayon a été plus exact que la plume. Il est vrai que la chambre claire n'est pas imbue d'idées préconcues. Certains auteurs ont décrit des boutons terminaux dans la corbeille de Purkinje : en réalité ils font complètement défaut ou sont exceptionnels. Ces boutons, comme nous l'avons dit dans

(1) *Wolff et Bielschowsky :* Zur Histologie d. Kleinhirnrinde. *Journal f. Psychiatrie u. Neurologie*, Bd. IV, 1904.

un de nos travaux (1) se montrent constantement sur les gros troncs de la cellule de Purkinje; ce sont les extrémités terminales des collatérales récurrentes issues du cylindre-axe de cette cellule (fig. 7, *d*).

Rosaces des fibres moussues du cervelet. — Ces rosaces constituent encore un exemple évident de la terminaison libre des branches nerveuses. La fig. 8, *d*, copie exacte d'une bonne préparation de cervelet du chat adulte, en montre les détails. Les gros ramuscules de l'arborisation se

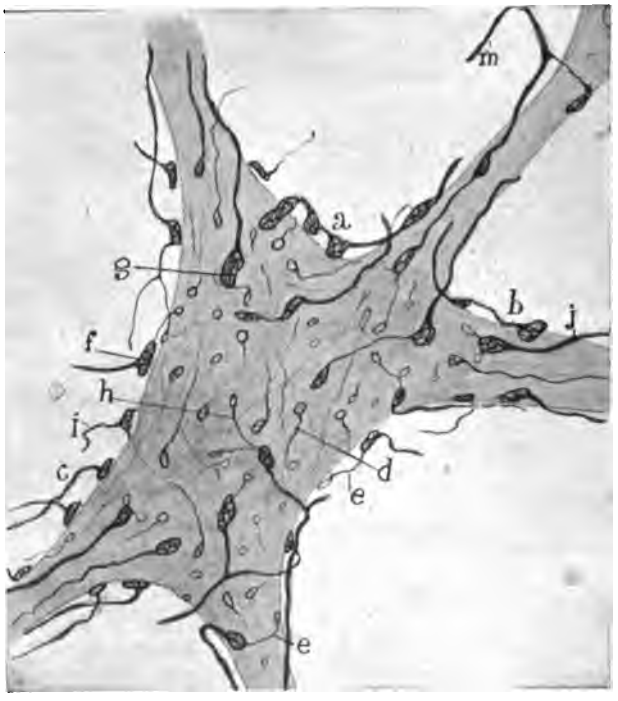


Fig. 9. — Détails du nid péricéllulaire d'un neurone moteur appartenant à la moelle du chien adulte (formule quatrième): *a*, *b*, gros bulbes terminaux; *d*, fins anneaux terminaux; *e*, fibrilles délicates et pâles émanées d'un bulbe final; *f*, *g*, *h*, d'autres bulbes émettant des branches secondaires fines.

terminent, après un trajet sinueux, par un renflement réticulé; les petits ramuscules au contraire, formés par une ou deux fibrilles au plus, s'achèvent par un anneau neurofibrillaire parfaitement libre ou par une ellipse dans laquelle on aperçoit un ou plusieurs filaments secondaires. Entre ces terminaisons neurofibrillaires et les ramuscules provenant des grains, on voit toujours interposée une substance incolore qui correspond au neuroplasme cortical de ces deux sortes d'arborisations nerveuses.

(1) *S. R. Cajal et R. Illera* : Quelques nouveax détails sur la structure de l'écorce cérébelleuse. *Trav. du Labor. de Rech. Biol*, tome V, fasc. 1 et 2, 1907.

Arborisations libres autour des cellules motrices.—Voici maintenant sur la fig. 9 les boutons de Held-Auerbach des cellules motrices médullaires. Depuis nos travaux, ces boutons ont été étudiés au moyen de la méthode du nitrate d'argent réduit par van Gehuchten, Michotte, Athias, Retzius, Held, Mahaim, Schiefferdecker, Economo, Schaffer, Holmgren. etc. Or, tous ces savants sont loin d'être unanimes sur la structure et les rapports de ces boutons. Tandis que nous-même, van Gehuchten, Michotte, Marinesco, Athias, Retzius, Mahaim et Schiefferdecker, considérons les *Endfüsse* de Held comme des dilatations terminales des ramifications nerveuses simplement appuyées sur la cellule nerveuse, d'autres, comme Held, Auerbach, Holmgren, ainsi que Wolff et Economo prétendent que ces Endfüsse ne sont point libres et que de leurs faces tournées vers la cellule partent des neurofibrilles très fines qui pénètrent dans le corps de cette cellule et se continuent avec son réticulum protoplasmique.

L'espace nous manque ici pour examiner cette question sous tous ses aspects. Nous nous réservons cependant d'y revenir dans un des prochains numéros de notre *Revue*. En attendant, nous nous bornerons à faire remarquer que l'assertion de Held, Wolff, Holmgren, Economo, etc., est fondée sur les apparences, parfois trompeuses, des préparations effectuées par la méthode du nitrate d'argent réduit, employée surtout selon la prémière formule.

Voici, à notre avis, les trois principales causes de leur erreur:

1° L'existence fréquente, entre les *Endfüsse* ou *plaquettes terminales* et la cellule motrice, d'une substance intermédiaire granuleuse ou vacuolée. Cette substance s'étire et prend un aspect vaguement réticulé ou strié lorsque le protoplasma de la cellule se rétracte sous l'action des fixateurs. Dans les préparations ordinaires, elle est parfaitement incolore ou seulement jaunâtre; elle devient grise au contraire après virage à l'or, en même temps son aspect vacuolaire ou strié, d'abord inéxistant ou à peine perceptible, s'accentue. Mais, même sous cet aspect, il ne présente jamais de filaments noirs ou obscurs qui auraient même couleur et même apparence que le réticulum de la masse terminale (fig. 10, D) et que l'on pourrait envisager comme de véritables fibrilles pénétrantes. C'est une remarque qu'on déjà fait quelques auteurs notamment Schiefferdecker.

2° Parfois, ainsi que Held, Holmgren et Economo l'ont remarqué, la plaquette terminale donne naissance à une ou deux fibrilles très fines qui après avoir longé la membrane de la cellule, disparaissent du regard à cause de leur coloration insuffisante. Or, lorsque des fibrilles de ce genre ont une épaisseur suffisante ou sont bien imprégnées rien n'est plus facile que d'aboutir, en les suivant, à un petit anneau ou à une ellipse neurofibrillaire terminale, appliquée contre la périphérie de la

cellule (fig. 9, *f*, *h*, *e*). Mais quand la tenuité de ces fibres devient extrême, quand elles sont faiblement teintées, ce qui est assez fréquent, alors il est impossible de les suivre jusqu'à leur terminaison. On comprend, que dans la mise au point sur l'équateur de la cellule, les filaments si grèles issus des *Endfüsse*, puissent ressembler parfois à des neurofibrilles, radiées et pénétrantes. Cette erreur est d'autant plus facile que la portion ultérieure de ces filaments peut s'interrompre au voisinage de la plaquette terminale, soit parce-qu'elle a été coupée par le microtome, fait

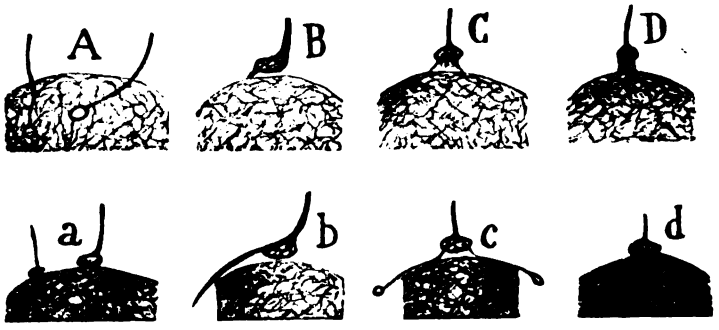


Fig. 10.— Schèmes où l'on montre les causes probables d'érreur dans l'observation des Endfüsse. La partie supérieure de la figure (A, B, C, D), présente des bulbes terminaux avec des apparences trompeuses de pénétration neurofibrillaire qui donnent souvent les coupes fines équatoriales, tandis que la partie inférieure reproduit l'interprétation de ces mêmes dispositions d'après l'examen de coupes plus épaisses d'imprégnations mieux réussies. ou de préparations mieux orientées. — A, anneaux qui. à cause de la proximité du réseau neuronal et de l'examen de la coupe de haut en bas, semblent donner des neurofibrilles pénétrantes. *a*, examinés en coupe équatoriale, ces mêmes anneaux se présentent indépendants; B, un bulbe de passage offrant une branche grosse qui rassemble à une fibrille pénétrante; *b*, la même branche vue en position plus favorable; C, coupe équatoriale montrant une massue pourvue de deux filaments lesquels comme l'on observe en *c* (qui correspond à une section plus épaisse et mieux imprégnée) se continuaient avec deux branches superposées; D, massue qui par rétraction du soma neuronal apparait attachée à la périphérie cellulaire au moyen d'un ciment qui dans certaines préparations evoque l'idée d'un faisceau de neurofibrilles pénétrantes; *d*, massue dépourvue de ciment subjacent.

qui se produit surtout dans les coupes minces, soit par disparition graduelle due à une pâleur croissante de l'imprégnation (fig. 10, *C*, *c*).

3° Enfin, on peut, mais moins souvent, prendre un bouton de passage pour un bouton terminal. Cette méprise est surtout possible lorsque la mise au point est équatoriale et lorsque le filament issu de la plaquette de passage, et destinée à un autre bouton ou à une autre cellule, chemine suivant l'axe optique du microscope et presente une teinte plus ou moins pâle (fig. 10, *B*, *b*). Dans ces cas, la portion du filament située au delà de l'Endfüsse de passage semble fort bien pénétrer dans le protoplasma d'une cellule.

Dans les préparations fixées selon la première formule ou encore par

la pyridine, comme dans le procédé de Held, le nombre des filaments et des plaquettes secondaires parfaitement imprégnés est plutôt rare. On y voit souvent, au contraire, autour des cellules, des anneaux et des boutons pâles dont le filament ne s'est pas chargé d'argent à l'état colloïdal. Voilà pourquoi nos premières préparations, loin d'être parfaites ne révélaient pas tout ce qui existe autour de la cellule. Il n'en est plus ainsi depuis que nous soumettons les pièces à une fixation préalable, par l'alcool glycériné ammoniacal, par le formol et surtout par l'alcool ammoniacal précédé d'un bain dans le formol (formule 5) (1). Nous obtenons maintenant des préparations bien plus complètes, où les plaquettes apparaissent nettement réticulées et les fins anneaux parfaitement colorées sans parler des pédicelles, très visibles, de ces deux espèces de terminaisons (fig. 9).

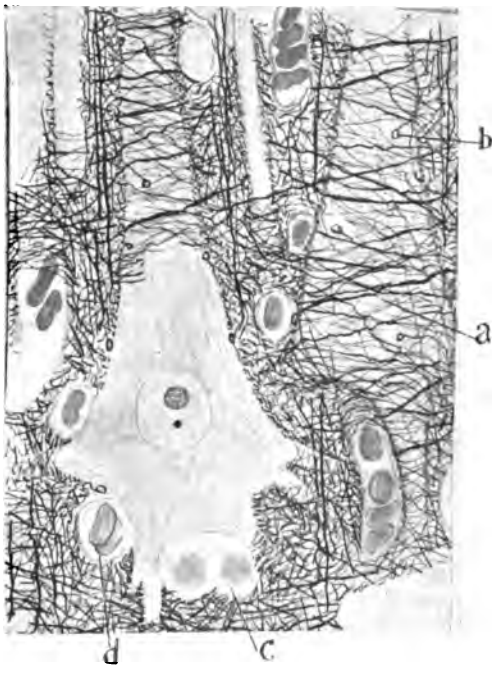


Fig. 11.—Plexus terminaux autour des cellules pyramidales de l'écorce du chien adulte (cinquième formule): *a*, plexus péricellulaires; *b*, fin anneau terminal; *c*, éléments nevrogliques; *d*, capillaire sanguin.

Que deviennent les critiques acerbes d'Apathy en présence de ces images précises et correctes des dispositions adoptées par les neurofibrilles à leur terminaison? «Cajal n'a pas prouvé, dit-il, l'existence de neurofibrilles dans les boutons et les fibres terminales. Les *Endfüsse* sont des simples précipités d'un liquide péricellulaire». Ces critiques adressées, non seulement à nous, mais encore à Held et à tous ceux qui ont employé le nitrate d'argent réduit, tombent misérablement. L'examen de la fig. 9 nous dispense d'insister sur ce point.

On rencontre aussi dans d'autres nids nerveux des anses neurofibrillaires parfaitement nettes et des anneaux tout à fait libres, dans lesquels, malgré une recherche des plus méticuleuses, il est impossible de voir la

(1) Voyez les nouvelles formules publiées dans. *Trab. du Lab. de Rech. biol.*, tome V, fasc. 4, 1907.

moindre neurofibrille pénétrante. Comme exemple nous citerons les anneaux terminaux appliqués aux gros troncs protoplasmiques des cellules de Purkinje (fig. 7, *d*) et les boucles plus rares, mais extrêmement délicates que l'on voit autour des cellules pyramidales du cerveaux (fig. 11, *b*). Faisons remarquer à propos de ces derniers plexus (d'une complication extraordinaire), que la très grande majorité des fibres fines dont ils sont formés, se terminent, non point sur la cellule qu'elles enveloppent (avec laquelle elles ne font que se mettre en contact) mais sur d'autres pyramides.

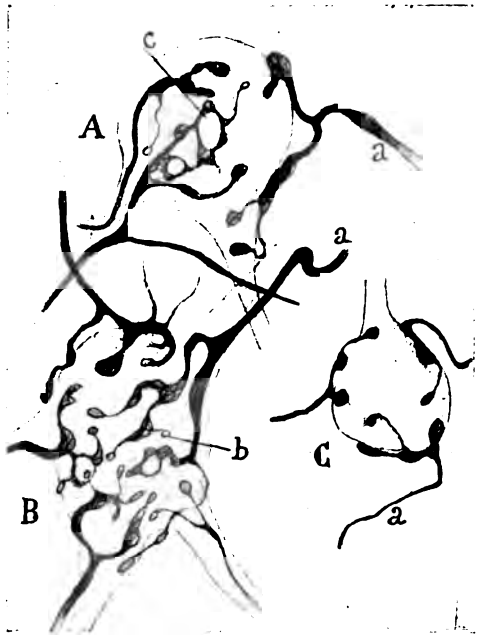


Fig. 12. — Plexus nerveux terminaux des fibres du nerf cochléaire dans le ganglion ventral du bulbe du lapin (cinquième formule): *a*, fibre nerveuse afférente; *b*, anneau terminal.

Remarquons en outre, qu'il existe autour des cellules pyramidales deux espèces d'aires complètement dépourvues de fibres : ce sont les ***aires vasculaires***, c'est-à-dire, les points où des capillaires touchent aux cellules (fig. 11, *d*) et des ***aires névrogliques***, c'est à-dire, des points où les cellules satellites s'appliquent contre la cellule nerveuse (figure 11, *c*).

Afin de donner une idée encore plus complète de la question, nous représentons sur la fig. 12, *b* les arborisations terminales du nerf acoustique dans le ganglion ventral.

La structure si nette qu'on y aperçoit est due l'emploi de la cinquième formule.

On y decouvre aussi des anneaux terminaux et des bulbes réticulés comme dans les plaques motrices.

En résumé, aucune neurofibrille ne pénètre dans le corps de la cellule nerveuse. Telle est la conclusion qui découle nécessairement des recherches que nous avons exécutées sur les *Endfüsse* de Held et sur les nids péricellulaires dans le bulbe, le cerveau et le cervelet. Notre thése, qui est d'accord avec les résultats des recherches de van Gehuchten, Michotte, Athias, Tello, Schiefferdecker, Mahaim, Schaffer, etc., s'appuie, non seu-

lement sur l'examen de nos préparations, mais aussi dans celles de Held et Bielschowsky, car malgré tous nos efforts, nous n'avons pu déceler dans les préparations de ces savants, entre les *Endfüsse* et le réticulum intrasomatique une seule communication intracellulaire neurofibrillaire absolument certaine (1).

Avant de clore cette discusion sur les connexions intercellulaires et

(1) Le récit de notre odyssée à travers l'Allemagne à la poursuite des prétendues anastomoses interneuronales serait des plus curieux et des plus édifiants. Nous l'entreprendrons peut-être un jour; nous y relaterons les épisodes amusants de ce voyage, ainsi que les reflexions que nous a suggéré l'étude, sur le terrain, de la discipline de fer sous laquelle plient les cerveaux dans les écoles et les laboratoires d'Allemagne. Comme il était juste, notre première visite fut à l'Institut Neurobiologique de Berlin que dirige à la perfection l'illustre neurologiste Oskar Vogt et dans lequel travaille l'ingenieux Dr. Bielschowsky. Nous priâmes ce savant de vouloir bien nous montrer des réseaux péricellulaires et des neurofibrilles pénétrant dans les cellules nerveuses. Il nous répondit qu'à son grand regret il ne pouvait mettre sous nos yeux des préparations appropriées....., que ces dispositions étaient rares, éventuelles..... Nous insistâmes. Mr. Bielschowsky eut alors l'amabilité de nous montrer, comme spécimen de sa méthode, deux très belles préparations, l'une de cervelet et l'autre du noyau du corps trapezoïde bulbaire. Nous y vîmes les nids péricellulaires exactement sous le même aspect que dans nos coupes traitées par le nitrate d'argent réduit, c'est-à-dire, libres et simplement superposés au corps de cellules. Quant aux *Endfüsse* et aux anneaux terminaux, ces préparations n'en renfermaient point.

Nous eûmes également le plaisir d'être reçu par infatigable neurologiste docteur Held, avec sa coutumière courtoisie, dans son Laboratoire de Leipzig. Il nous montra quelques bonnes préparations de ses *Endfüsse* colorées, ou par la méthode de Golgi, ou par la nôtre avex fixation préalable à l'pyridine. Comme nous l'avions présumé, on voyait dans ces préparations, entre l'extrême limite du bouton terminal intensement imprégné et le contour cellulaire, une masse grise, le ciment unitif. Dans cette masse vaguement granuleuse ou striée, il était impossible de distinguer, de façon bien nette, aucune neurofibrille pénétrante. Dans un cas, cependant, nous crûmes voir une neurofibrille assez épaisse, sortir de cette masse cimentaire intercalaire et aller se perdre dans la membrane cellulaire voisine. Mais en analysant minutieusement nos préparations, nous nous sommes assuré, que selon toute vraisemblance il s'agissait là d'un de ces ramuscules secondaires issus des *Endfüsse* et destinés à se terminer par une anneau dans des régions non visibles de la même cellule. En ce qui concerne les boutons imprégnés par la méthode de Golgi, leur coalescence avec la cellule qu'ils entourent est apparente; nous avons démontré, il y a longtemps en effet, que le chromate d'argent imprègne parfois le ciment péricellulaire et que dans ces cas il se produit soit entre le contour de la cellule et les fibres du nid cellulaire, soit entre ces fibres elles mêmes des adhérences et des ponts qui en imposent

Malgré notre vif désir, nous n'avons pu rendre visite au Dr. Wolff. Nous l'avons prié par contre, de vouloir bien nous envoyer quelques préparations démonstratives de ses réseaux et de ses fibrilles pénétrantes. La réponse fut tout à fait significative. Comme Bielschowsky, il y disait que ces dispositions sont des raretés et qu'il regrettait fort de ne pouvoir satisfaire notre curiosité pour le moment.

Voila sur quoi sont basées toutes les critiques de ces dernières années contre la théorie du neurone! sur des dispositions rares, que ceux qui les ont découvertes sont inaptes à reproduire régulierement.

sur le mode de terminaison des fibres nerveuses, qu'il nous soit permis de formuler quelques observations d'ordre général à l'égard de l'antineuronisme.

On sait de combien de difficultés est entourée l'observation microscopique et avec quelle facilité elle donne lieu à erreur, lorsqu'il s'agit, comme dans le cas des neurofibrilles terminales, de détails qui se trouvent à la limite du pouvoir résolvant de nos systèmes optiques. Les ramuscules secondaires issus des boutons, les boucles terminales elles-mêmes lorsqu'ils sont extremêment délicats, la membrane d'enveloppe de la cellule, enfin le ciment interposé entre le nid péricellulaire et le réticulum intrasomatique, lorsqu'il n'est pas accidentellement étiré, sont précisément de ces détails d'une observation si difficile et si pleine d'embûches. Leurs dimensions sont si minimes, leurs distances sont si réduites, que même dans les conditions les plus favorables, dans la mise au point sur l'équateur de la cellule, elles restent souvent au delà du pouvoir résolvant des objectifs de la plus grand ouverture; elles atteignent peut-être moins de 0,1 μ. Comment dans de telles conditions un contac intime ne laisserait-il pas croire à une continuité? Un faisceau de fines fibrilles ne prend-il pas l'aspect d'un filament massif et homogène? Imbu de cette cause d'erreur, nous avons revu les dessins et les descriptions des adversaires du neurone et plus d'une fois nous avons eu l'impression que dans l'ardeur de la lutte ils avaient oublié les limites du pouvoir résolvant des objectifs à inmersion.

Autre observation. Les partisans de la continuité font un emploi abusif de ce qu'ils appellent un *fait positif*. Ils répètent qu'une observation positive, par exemple, un cas certain de pénétration de neurofibrille, ou un cas de réseau intercellulaire, réduit à néant toutes les observations négatives, qu'il faut attribuer, d'après eux, en particulier d'après Apathy, Bethe et Held, à l'insuffisance des méthodes utilisées par les adeptes du neurone. Ce raisonnement est legitime mais à la condition absolue que le fait positif le soit réellement, qu'il ne puisse se considérer comme un produit artificiel des réactifs, ou comme une disposition accidentelle ou monstrueuse. Admettons même qu'il ne s'agisse point de ces erreurs d'interprétation contre lesquelles les partisants des réseaux ne semblent pas s'être toujours mis complètement à l'abri, encore faut-il pour qu'une disposition positive et préexistante puisse servir de fondement à une conception générale sur la structure du système nerveux qu'elle se présente clairement et constamment dans la plupart des espèces animales supérieures, chez les mammifères en particulier. Raisonner et procéder autrement équivaudrait à attribuer, par exemple, à toutes les cellules nerveuses le réseau d'origine du cylindre-axe, apanage des seules cellules fenêtrées

des ganglions rachidiens, ou encore, à généraliser à toutes les neurones les cas de *syncytiums*, encore douteux d'ailleurs, découverts par Apathy dans l'intestin de *Pontobdella* et d'autres invertébrés.

e) *Arguments de neurogénèse. Origine périphérique des neurofibrilles.* Selon son habitude, Apathy ne discute pas l'interprétation des faits certains que nous rapportons dans nos travaux sur la neurogénèse, publiés en 1903, 1904 et 1906 (1) ; ils les nie purement et simplement, comme il nie également ceux de Besta et de Held. Non content de cela, il s'abaisse à éplucher les fautes d'impression, à nous faire grief d'avoir laissé imprimer *embria* au lieu d'embryon, *neurinogenesis* au lieu de neurogénèse. Je passe sur d'autres mesquineries du même genre.

Il accumule les allégations sans preuves contre nos descriptions, qualifie nos préparations de mauvaises, sans les avoir vues, affirme que nos résultats sont erreurs, il le prouvera dans un nouveau travail. (Encore un libelle !).

« Je ne suis parvenu, affirme-t-il, à confirmer aucun des résultats annoncés par Cajal, ni en me servant de mes formules au chlorure d'or, ni en employant le procédé du nitrate d'argent réduit ». Vraiment Apathy, n'a pas été heureux dans l'emploi de notre procédé ! Car nous ne sommes pas seul à avoir obtenu les résultats qu'il nie ; Besta et Held en ont obtenu d'excellents et les seules différences qui nous séparent sont des questions d'interprétation.

A propos d'une nouvelle méthode que d'ailleurs il ne décrit point, ce que c'est une excellente façon d'enlever tout moyen de contrôler les affirmations qu'il en tire, Apathy dit encore : « La charpente neurofibrillaire n'est pas différenciée ou ne l'est qu'en partie, d'après Cajal, dans les cellules nerveuses du cerveau et du cervelet chez les animaux nouveau-nés ou agés de quelques jours. Or, j'ai trouvé chez ces mêmes animaux le réticulum intrasomatique complètement développé, même dans les cellules de la plus petite taille ». Dans les petites cellules pyramidales et dans les grains du cervelet, aussi ?, oserions nous demander à Apathy.

Admettons que l'affirmation d'Apathy soit exacte, et nous voulons bien lui en faire crédit sur sa parole. Ou est le nouveau de la chose ? Held et nous n'avions donc pas déjà imprégné chez l'embryon de poulet de la 52me à la 56me heure de l'incubation, le réseau neurofibrillaire dans une phase antérieure même à celle du neuroblaste de His ?

(1) Un sencillo método, etc. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo II, 1903.
— Asociación del método del nitrato de plata reducido con el embrionario, etc. *Trab. del Lab de Invest. biol.*, tomo III, 1904.
— Génesis de las fibras nerviosas del embrión y observaciones contrarias á la teoría catenaria. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo IV, 1905.

A parler franc, nous ne voyons point le but que vise la critique d'Apathy au sujet de l'ontogénèse de la charpente neurofibrillaire. Veut-il nous censurer parce que, au lieu d'étudier la génèse des neurofibrilles chez l'embryon, nous l'étudions chez des mammifères nouveau nés ou agès de quelques jours? S'il en est ainsi le reproche se retourne contre Apathy lui même, car lui aussi a procédé de même, il a choisi comme matériel d'étude por sa toute dernière methode à l'or, le chien nouveau-né.

Ou bien son intention est elle de nous reprocher d'avoir affirmé naguère que la génèse neurofibrillaire était un phénomène tardif? Mais cela est parfaitement inutile, n'avons nous pas déclaré lorsque nous avons confirmé les travaux de Besta et de Held, que les neurofibrilles se différencient bien plus tôt que nous ne l'avions cru tout d'abord? Au reste, il n'est nullement établi qu'en cela nous ayons changé d'opinion. Nous n'avons jamais nié, en effet, que le réticulum neurofibrillaire puisse se former avant l'époque ou il s'impregne de façon constante. Dans un article (1) paru en 1904, nous disions, en effet, «c'est avec intention que nous employons les termes *d'apparition de la phase imprégnable et* non ceux de formation du réticulum; car nous ne possédons pas de moyen pour colorer le protoplasma cellulaire aux stades les plus précoces et nous ignorons, par conséquent, si la charpente neurofibrillaire se dispose en réseau au début de la phase imprégnable ou si elle existe antérieurement, mais ne devient visible à la phase imprégnable que par suite d'un changement chimique». C'était là des réserves très justifiées, comme l'ont prouvé les recherches de Besta, Held et les nôtres, recherches où cependant a été employé la même technique, dans des conditions différentes, il est vrai.

Apathy fait à peine allusion dans son recent travail à sa vieille théorie de l'origine et de la croissance des neurofibrilles. Nous ne disposons pas d'une espace suffisant pour mettre en lumière l'inanité de cette conception, l'une des plus fantasques et déporvues de réalité qu'on ait jamais formulées. Nous nous bornerons à rappeler à ce propos trois faits, qui nous l'esperons, feront quelque peu réflechir le fougueux théoricien hongrois.

1° D'après nos observations et celles de Held, il est péremptoirement démontré que loin de provenir de la périphérie et d'innerver secondairement les neurones centraux comme Apathy le suppose, les neurofibrilles se différencient à l'intérieur des cellules germinales de His, dans le pôle distal de ces cellules, pôle auquel Held donne le nom de *zône fibrillogène*. C'est de cette zône que part un faisceau de neurofibril-

(1) Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario, etc. *Trab. del Labor. de Invest. biol.*, tomo III, 1904.

les, le cylindre-axe, qui croit progressivement jusqu'a parvenir à la périphérie (1).

2° Dans les cellules à évolution morphologique tardive, telles que les cellules de Purkinje du cervelet, les cellules sensitives, etc., la charpente neurofibrillaire fait son apparition, ainsi que nous, van Gehuchten, Michotte et Tello l'avons observé, bien avant que le corps et les expansions aient pris leur forme définitive.

3° Dans les cylindres-axes sectionnés et en voie de régénération, nos recherches, celles de Perroncito, Lugaro, Marinesco, Tello, etc., ont démontré que les neurofibrilles s'accroisent du bout central vers les terminaisons périphériques, sans que la cellule de Schwann prenne aucune part active à ce processus. Voilà un fait qui contrarie singulièrement la théorie neurogénétique d'Apathy et sur lequel ce savant garde un silence prudent et bien significatif.

II. La conductibilité exclussive des neurofibrilles

Cette conception, essentiellement hypothétique, comme la plupart de celles d'Apathy, repose sur une analogie supposée entre les conducteurs nerveux et les câbles électriques. Voici sans doute comment Apathy a raisonné: Par sa composition et sa structure le cylindre-axe ressemble à un câble électrique. Or ce qui dans le câble sert à la transmision du courant ce ne sont pas les enveloppes, mais les fils de cuivre, par conséquent dans le cylindre-axe, l'organe transmetteur doit-être constitué par les neurofibrilles et non par les substances interfilaires et périaxonique. Malheureusement, cette analogie, de même que la conception physiologique qui en dérive, ne tiennent pas debout si l'on considère que l'énergie nerveuse

(1) Nous avons déjà exposé dans cette Revue, quelques unes des objections que l'on peut faire aux travaux de Paton sur les embryons de Pristiurus, travaux auxquels Apathy fait allusion. Nous avons voulu faire plus, contrôler par nous même, les affirmations du savant américain (qui du reste a travaillé dans des laboratoires antineuronistes). Dans ce but, nous avons exploré les embryons de *Trutta fario*. Nous avons ainsi appris de façon certaine que la charpente neurofibrillaire commence aussi chez les poissons au pôle distal des neuroblastes, et qu'elle croit dans le sens cellulifuge, à mesure de la formation du cylindre-axe. A notre avis, l'erreur de Paton provient de ce qu'il a pris pour des réalités anatomiques les imprégnations parfois incomplètes des procédés à l'argent; on sait en effet que, dans certaines cellules des poissons, le depôt d'argent porte uniquement sur les cylindres-axes rélativement âgés ou les parties de ces cylindres-axes qui sont quelque peu distantes de leur cellule d'origine, en laissant sans coloration le corps cellulaire. Mais cet absence d'imprégnabilité du soma neuronal ne preuve pas l'inexistence du réticulum somatique dans les phases précoces du développement, mais la difficulté de sa coloration par l'argent. Souvent les neurones incolorables d'après une formule d'imprégnation montrent un réticule neurofibrillaire très apparent lorsqu'on se sert d'une autre formule.

est chose toute différente de l'énergie électrique et que nous en ignorons et la nature et le mode de propagation à travers cellules et cylindres-axes. En procédant par analogie, on pourrait tout aussi bien comparer les cylindres-axes à des tubes remplis d'un liquide, qui serait le siège des processus chimiques générateurs du courant; et du même coup on pourrait attribuer au neuroplasma un rôle exclusif dans la transmission de l'influx nerveux, d'accord en ceci avec les conclusions auxquelles Schieffердecker, Wolff et Verworn ont été amenés par des raisons qui ont bien leur valeur.

Tout en passant, faisons remarquer un fait très curieux. L'analogie entre les neurofibrilles et les fils du cable électrique dont nous venons de faire mention n'a pas été poussée jusqu'à son terme logique, c'est-à-dire, jusqu'à penser également à une transmision des courants nerveux par le contact ou par l'induction. Bien au contraire, pour Apathy, l'influx nerveux se propage chez les invertébrés grâce au *Gitterwerck* du neuropylème. On sait que Bethe n'est pas tout à fait de cet avis, et que d'après lui, le réseau est plus limité qne ne le veut Apathy. C'est que Bethe craint, avec raison, qu'avec un Gitterwerck diffus et continu toute décharge nerveuse ne reste point isolée, ce qui compromettrait gravement la doctrine des localisations fonctionnelles. Quoiqu'il en soit, Apathy, ne nie pas absolument dans son travail récent la conductibilité du neuroplasma ou spongioplasma; il déclare seulement qu'ils s'est créé dans les cellules différenciées (il y en aurait donc de non differenciées?) un élément particulier, la neurofibrille, chargée de transmettre le courant nerveux. Apathy nous croit sans doute un ennemi acharné de sa théorie et il nous reproche de ne pas donner notre assentiment à une conception qui rencontre des adversaires même parmi les réticularistes convaincus, Wolff par exemple. Ces reproches auraient mieux atteint leur but si elles avaient été lancées aux partisans de la conductibilité exclusive du neuroplasma et en tout cas, pas à nous, qui sommes toujours resté sur la réserve à cet egard, ou qui penchions pour la conductibilité *in toto* de la fibre nerveuse.

Avouons à ce propos que grâce surtout aux arguments de Schieffердecker et de Verworn nous sommes de plus en plus portés à faire du neuroplasma le seul élément conducteur du courant nerveux.

Voici d'ailleurs quelques uns des faits sur lesquels on peut appuyer cette hypothèse.

a) Les dendrites possédent des minces appendices, les épines, dans lesquelles on ne parvient pas à découvrir la moindre neurofibrille. Or, ces épines ne sont point des produits artificiels, mais des dispositions réelles dont nous avons démontré l'existence et par la méthode de Golgi

et par celle d'Ehrlich; ce ne sont pas davantage les extrémités des *Endfüsse* comme le croit Held, vu que jamais on ne les colore par les techniques neurofibrillaires. Lorsqu'on applique aux cellules pyramidales du cerveaux les formules les plus appropiées de la méthode du nitrate d'argent réduit, ce n'est que d'une façon exceptionnelle que l'on aperçoit des anneaux terminaux sur les dendrites de ces neurones, dendrites pourtant couvertes d'innombrables épines (1). On ne voit pas non plus ces épines sur les préparations où apparait le réseau superficiel de Golgi.

b) Le faisceau neurofibrillaire s'amincit tellement sur certains axones au point où se termine leur cône d'origine qu'il est extrêmement difficile sinon impossible de l'apercevoir. Tel est le cas des cylindres-axes des cellules à corbeille du cervelet, etc. Ils est évident que ce fait n'est pas un argument absolument décisif contre la théorie que nous combattons, mais nous le donnons surtout pour faire contrepoids à un argument de même valeur mis en avant par Bethe contre le rôle conducteur du neuroplasme. D'après ce savant et d'après Mönckeberg, la disparition du neuroplasma au niveau des étranglements prouverait que la conductibilité nerveuse appartient aux neurofibrilles Faisons observer, d'ailleurs, que Retzius, Marinesco, Wolff, et d'autres nient cette disparition du neuroplasma.

c) Il est démontré par nos recherches ainsi que par celles de Dogiel, Tello, Botezat, etc., que les extrémités terminales des arborisations nerveuses centrales et périphériques renferment une quantité plus ou moins abondante de neuroplasme dans lequel se trouvent inclus soit une anse, soit un anneau neurofibrillaire. Bielschowsky lui-même a signalé récemment dans les branches finales du nerf vestibulaire du cobaye des anses et des anneaux terminaux. Il résulte de ces faits que les neurofibrilles d'un même conducteur se continuent entre elles au niveau de l'appareil terminal, et qu'il faut donc de toute nécessité admettre la capacité conductrice du neuroplasme et la conductibilité transversale des neurofibrilles si l'on veut comprendre le passage de la décharge nerveuse, soit des neurofibrilles aux fibres musculaires, soit des appareils sensitifs périphériques aux neurofibrilles.

d) L'absence des neurofibrilles dans les premiers anneaux des chaines de conduction sensorielle, dans les cônes de la rétine, les cellules ciliées de l'organe de Corti, les bipolaires des boutons gustatifs de la langue, etc.

Cet argument a été vivement critiqué par Apathy qui nous reproche amèrement notre ignorance sur un fait qu'il a démontré, savoir : l'existence de neurofibrilles dans les cellules sensitives et sensorielles des inverté-

(1) Observons que les rares fibrilles terminées par des anneaux dont nous donnons un échantillon sur la fig. 11, *b*, ne sont point, comme les épines, perpendiculaires à l'axe des dendrites, mais obliques ou parallèles à cet axe.

brés. S'il avait eu la curiosité de se tenir au courrant de nous travaux depuis 1903, il saurait que sa découverte n'est point passée inaperçue pour nous, puisque nous l'avons confirmée chez l'hirudo. Il n'oublierait pas désobligeamment Nageotte et Azoulay qui ont également reconnu ce détail. Mais là n'est pas la question; nous n'avons jamais nié l'existence de neufibrilles dans les cellules sensitives et sensorielles (rétine, ganglions rachidiens, etc.) chez les vertébrés et invertébrés; bien plus, nous avons, publié des travaux sur ce point. Nous doutes se rapportaient au premier anneau de la chaine sensorielle des invertébrés, c'est-à-dire au corpuscule neuro-épithélial chargé de recueillir les ébranlements de l'éther ou de l'air et de les transformer en influx nerveux. Et nous doutons encore.

Les arguments négatifs ne sont jamais, il est vrai, tout à fait concluants, des observations ultérieures ont souvent chance de les réduire à néant; néanmoins, tant qu'ils n'ont pas été détruits, leur valeur persiste à un certain degré au moins. Mentionnons cependant que Bielschowsky vient de découvrir dans les cellules ciliées des crêtes acoustiques un singulier anneau neurofibrillaire inclus dans le protoplasma. Mais cet anneau semble indépendant de l'appareil neveux terminal (1). Il n'est point besoin de dire que cette intéressante trouvaille est loint d'être favorable à la théorie d'Apathy puisque, sans admettre la conductibilité du neuroplasma et de la membrane (ou encore une action à distance) il est impossible de comprendre la propagation du courant nerveux de cet anneau aux terminaisons péricellulaires du nerf vestibulaire.

Du reste, ce n'est la première fois que l'on constate la présence d'anneaux neurofibrillaires intraprotoplasmiques. Held et nous en avions déjà vus dans les neuroblastes les plus précoces de la rétine, du cerveau et de la moelle épinière.

e) Dans un grand nombre de cellules il existe une telle disproportion entre la quantité des neurofibrilles appartenant au corps et aux dendrites et celle des neurofibrilles qui se rendent au cylindre-axe, que l'on se demande si la charpente neurofibrillaire constitue vraiment l'appareil conducteur. Voici ce que nous disions à propos des neurofibrilles de la rétine où cette disproportion est très marquée. «Supposons avec Bethe que les neurofibrilles de la rétine ne s'anastomosent pas et forment les voies exclusives de la conduction; pour que dans ces conditions les faits anatomiques répondent aux nécessités physiologiques, il faut que

(1) Dans les dessins de Bielschowsky cet anneau est constamment figuré sous la forme d'une inclusion protoplasmique absolument indépendante des neurofibrilles du nerf vestibulaire. Pourtant Bielschowsky dit dans son texte, sans doute à cause de l'embarras où cette découverte peut jeter la théorie d'Apathy et de Bethe, que *parfois* l'anneau s'unit aux neurofibrilles de l'arborisation nerveuse terminale.

les neurofibrilles à direction radiale ou antéro-postérieure soient infiniment plus nombreuses que les neurofibrilles arciformes ou horizontales, (c'est-à-dire les neurofibrilles qui dans les cellules ganglionnaires et horizontales vont d'une dentrite à l'autre et se terminent par conséquent dans les couches plexiformes). Or c'est le contraire qui a lieu : les neurofibrilles antéro-postérieures incluses surtout dans les cylindres-axes (cylindres-axes des cellules ganglionaires, prolongement descendant des cellules bipolaires) ne forment que le petit nombre si on les compare aux neurofibrilles obliques ou horizontales lesquelles, ne s'incorporant pas au cylindre-axe d'après Embden, doivent nécessairement posséder une conductibilité parallèle à la membrane». Embden lui-même avait fait avant nous une remarque pareille puisqu'il se vit obligé de reconnaître la prédominance très nette des courants horizontaux sur les courants antéro-postérieurs destinés au nerf optique.

Apathy trouve absurde la conclusion que nous tirons de cette conclusion. «Comment Cajal sait-il (et là encore Apathy emploie sa coutumière discussion sur des pointes d'aiguilles) qu'il y a disproportion entre les neurofibrilles de l'axone et celles des dentrites puisqu'il n'a pu les compter? Au reste, admettons un instant que cette disposition soit réelle, est ce que le faible calibre d'un conducteur électrique fait obstacle à la conduction?»

En réponse à la première naive objection, nous demanderons à notre exigeant contradicteur s'il croit nécessaire de compter deux touffes inégaux de cheveux ou filaments quelconques, pour décider que l'un d'eux en renferme une quantité plus grande que l'autre. Ajoutons, en outre que si on ne peut apprécier la quantité de neurofibrilles d'un axone avec une certaine exactitude, il est du moins possible de le faire avec quelque approximation dans le cône d'origine de ce cylindre-axe, en particulier dans les cellules de petite et moyenne taille.

A la seconde objection nous répondrons qu'en effet la diminution de calibre du conducteur n'empêche point le passage du courant électrique (il en augmente la résistance), mais il n'est nullement certain qu'il en soit de même pour l'influx nerveux. L'analogie entre ces deux sortes de courants est toute gratuite; nous ignorons la nature de l'influx nerveux,

(1) *S. R. Cajal:* Das Neurofibrillennetz der Retina. Monatschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. XXI, 1904.

(2) On a fait et on fait encore plusieurs éfforts pour identifier le processus de la transmission de l'ébranlement nerveux avec celui de la propagation électrique. Mais ces éfforts, très plausibles d'ailleurs, n'ont pas encore abouti. Voyez dans le livre de Bechterew *(L'activité psychique et la vie*, Paris, 1907), l'état actuel de l'importante controverse sur la signification de l'oscillation électro-négative des nerfs en activité.

bien mieux, nous ignorons si les neurofibrilles sont les conducteurs de c'et influx. Apathy tourne ici comme en d'autres circonstances dans un cercle vicieux. La discussion présente n'a aucun autre but que de chercher, en examinant tous les faits anatomiques concernant les neurofibrilles, des indices qui nous permettent de formuler une théorie rationelle sur la signification physiologique de ces dernières. Mais Apathy commence par donner comme démontré ce qu'il faut précisement établir, savoir: la conductibilité exclusive des neurofibrilles et l'analogie fondamentelle entre le courant électrique et l'influx nerveux (qu'il faudrait encore prouver), et le voilà qui table sur ces pures hypothèses pour diminuer ou nier toute la portée des faits anatomiques adverses.

D'ailleurs, la disproportion entre le nombre des neurofibrilles existant dans les cylindres-axes et celui de ces mêmes filaments dans les dendrites, n'est pas un argument péremptoire; elle constitue une simple présomption contre la doctrine de la conductibilité exclusive des neurofibrilles.

f) Les neurofibrilles sont toujours immergées dans une substance interfilaire; Apathy lui-même, lors de la discussion qu'il soutient contre Holmgren, dans son récent ouvrage, affirme que les neurofibrilles ne circulent jamais à découvert lorsqu'elles quittent les cellules; elles sont toujours enveloppées d'un manchon de substance périfibrillaire, même dans leurs divisions les plus ténues et elles constituent un réseau terminal continu et diffus. Mais alors comment s'effectuent les décharges motrices et glandulaires? Les courants centrifuges une fois arrivés à la périphérie ne deviendraient-ils centripètes et retourneraient-ils à leur point de départ?

A propos de la théorie du contact, Apathy nie formellement l'existence de la membrane neuronale et combat avec la dernière énergie le pouvoir conducteur du neuroplasma et du spongioplasma. Pour comble il nous reproche de nous contrédire, car, dit-il, «si la membrane existe, tout contact est impossible». Toute cette inutile discussion à propos du contact repose sur une équivoque et sur une insuffisance bibliographique.

L'équivoque qu'Apathy eût pu facilement éviter en lisant nos ouvrages est de supposer que lorsque nous parlons de contact nous ayons en vue une juxtaposition mécanique immédiate entre les deux facteurs de l'articulation nerveuse. Telle n'a jamais été notre pensée, bien au contraire, dès le debut de nos recherches nous avons admis la nécessité d'une substance ou d'un ciment conducteur intercalaire. Nous avons décrit ce ciment dans un travail sur le cervelet paru en 1990 (1) et nous l'avons re-

(1) *Cajal:* A propos de certains éléments cellulaires du cervelet, etc. Intern. Monat. f. Anat. u. Phys., Bd. VII, 1890.

produit dans la fig. 363 du premier volume de notre ouvrage d'ensemble (1). Et cette enveloppe cimentaire couverte d'impressions et d'élevures que nous avions signalé autour des cellules de Purkinje n'est rien d'autre que l'écorce péricellulaire homogène ou réticulée décrite plus tard en 1898 par Golgi sous le nom *d'appareil réticulaire externe*.

La présence de cette substance intercalaire et l'existence dans certaines occasions d'un espace libre entre les ramifications nerveuses des nids péricellulaires, nous ont toujours mis en présence de ce dilemme : ou bien l'ébranlement nerveux est transmis à la cellule par les arborisations terminales au moyen d'un ciment conducteur, ou bien il lui est transmis à distance par une sorte de phénomène d'induction, si l'on admet que le ciment n'est pas conducteur. Le dilemme n'a pas été tranché jusqu'à present, car malgré toutes les découvertes récentes rien n'est venu donner à l'une des deux solutions un semblant de probabilité de plus qu'à l'autre. Lors donc que nous parlons de contact intime, nous faisons toujours allusion aux cas où, entre l'arborisation péricellulaire et la membrane, il existe une très mince couche de substance intercalaire (cellules motrices médullaires, cellules du noyau ventral de l'acoustique dans le bulbe, fibres grimpantes, etc.).

Le défaut de renseignements que nous reprochons à Apathy se rapporte à la membrane neuronale. Cette enveloppe protectrice du contenu cellulaire et des dendrites, destinée aussi à régler les échanges osmotiques, est un fait démontré par nous déjà depuis 1888; nous l'avons observé très nettement à l'aide de la méthode de Boberi, sur les grandes cellules du lobe cérébral électrique de la torpille (2). D'autres auteurs, tel Renaut, en ont également constaté l'existence chez les mammifères. Il y a aussi, plusieurs faits qui parlent en faveur de l'admision d'une cuticule protectrice péricellulaire (3).

(1) *Cajal:* Histología del sistema nervioso, etc. T. I., pág. 313.

Dans cet ouvrage nous avons dit également à la page 69 du vol. I, à propos des nids péricellulaires riches en fibrilles terminales : «pour cette raison il nous parait vraisemblable qu'il existe entre les vides interfibrillaires de ces nids une substance conductrice grâce à laquelle les fibrilles les plus externes peuvent entrer en communication avec le protoplasma de la cellule qu'elles entourent». Dans le tome II du même ouvrage (fig. 312) nous décrivons et nous reproduisons ce ciment en le considérant comme une bourse autour des cellules à corbeille.

(2) *Cajal:* Estructura de los centros nerviosos de las aves. *Revista trimestral micrográfica*, 1 Mai 1888.

(3) Le lecteur désireux de connaître les preuves de l'existence de la membrane périneuronale, peut consulter notre ouvrage en trois volumes «Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados» comprenant près de 1000 figures et qu'apparemment Apathy ne connait pas. Il peut aussi se reporter à un de nos travaux intitulé: Studien über die Hirnrinde des Menschen, 5 Heff, pag. 80, 1906, dont Apathy ignore aussi l'existence.

A propos de nos opinions sur la transmision du courant nerveux par contact, Apathy essaye de faire briller de nouveau son esprit de minutie en mettant en contradiction diverses propositions contenues dans nos ouvrages. Ainsi, pour prouver qu'à la page 26 nous disons le contraire de la page 29, il reproduit deux paragraphes, de la traduction française naturellement, de notre travail (comme il fait toujours quand il en a envie).

Nous donnons ici ces deux passages dans le texte espagnol original:

Held nous accusant d'admettre une articulation lâche et à distance dans les nids nerveux péricellulaires, voici ce que nous lui répondons: «Séanos permitido consignar que en ningún pasaje de nuestros libros hemos afirmado nosotros que la unión por contacto de los dos factores de la conexión nerviosa se establezca flojamente y á distancia, sino que hemos hablado siempre de inmediata yuxtaposición, de íntima articulación y hasta de verdadera soldadura á beneficio de un cemento conductor». Et en effet, sauf pour la portion inférieure des corbeilles de Purkinje du cervelet, nous parlons toujours *d'articulation étroite avec interposition d'un ciment*, dans les nombreuses descriptions de nids péricellulaires que renferment nos livres et monographies. Voici le paragraphe où, d'après Apathy, nous tombons en contradiction.

«Por consecuencia de esta terminación libre de las neurofibrillas (nous faisons allusion aux nids nerveux) no hay más remedio que aceptar, á fin de comprender el paso de las corrientes desde las arborizaciones nerviosas á las células, ó la conductibilidad de la membrana celular y espongioplasma ó una suerte de *acción á distancia* hace tiempo sugerida por nosotros con ocasión del estudio de los nidos pericelulares» (1).

Où est donc la contradiction flagrante que relève trionphalement Apathy?

Dans le premier de ces passages, nous exposons *une conception purement anatomique*, lorsque nous consignons l'existence d'une articulation péricellulaire à l'aide d'une quantité plus ou moins grande de ciment intercalaire; tandis que dans le second passage nous exprimons en termes explicites une *conception physiologique:* la nécessité logique d'admettre une transmision à distance, une sorte de phénomène d'induction (dont nous parlons en maints endroits de nos ouvrages) si l'on ne veut point admettre la conductibilité du ciment, de la membrane et du neuroplasma.

Même en identifiant ces deux notions *action à distance* et *articulation à distance*, la contradiction n'existe pas, puisque dans le premier paragraphe et dans plusieurs passages de nos travaux, toute articulation in-

(1) Nous soulignons ici les mots *action à distance* pour montrer où est l'equivoque, non intentionnelle, nous voulons bien le croire, d'Apathy, lorsqu'il prend cette expression pour *articulation* à distance.

terneuronale est considerée comme une juxtaposition mediate, variant seulement l'épaisseur des membranes en présence, et celui du ciment intercalaire.

Le second passage incriminé (pág. 221) renferme en outre dans la traduction française la phrase suivante qui a été aussi critiquée par Apathy: «Ce dilemme ne persisterait pas moins le jour où la fonction conductrice des neurofibrilles serait parfaitement démontrée». Il parait que malgré son sens bien clair, Apathy n'a pas compris cette phrase. Elle veut dire que, même le jour où l'on démontrerait de façon indubitable la conductibilité exclussive des neurofibrilles, nous n'en serions pas moins astreints à choisir entre ces deux hypothèses: ou bien les parties intercalaires, ciment et membrane cellulaire, sont douées de pouvoir conducteur (étant avéré que les cellules nerveuses ne communiquent pas entre elles par des anastomoses) ou bien les neurofibrilles péricellulaires agissent à distance (si l'on n'admet pas cette conductibilité de la membrane et du ciment) et par influence sur la charpente neurofibrillaire des neurones.

Voici encore une incongruence que nous reproche cet infatigable éplucheur de textes. Il paraitrait, d'après Apathy, qu'ayant affirmé à la page 197 de notre monographie que les neurofibrilles superficielles des cellules nerveuses de *l'Hirudo* transmettent le courant dans le sens cellulipète, tandis que les neurofibrilles centrales les transmettent dans le sens cellulifuge, nous disons juste le contraire à la page 205 et dans les suivantes. Eh bien, notre adversaire n'a pas compris le texte, ou bien il l'a lu par bribes et morceaux, car en réalité en aucun passage nous n'affirmons une telle différentiation physiologique entre les deux espéces de neurofibrilles. Voici d'ailleurs nos paroles à la page 197: «D'autres hypothèses (nous faisons allusion aux opinions d'Apathy) telles que la *conduction afférente ou efférente de certaines neurofibrilles du réseau intercellulaire*, l'existence de fibrilles élémentaires dans les fibres primitives, etc., ne sont que des simples conceptions *à priori* sans réalité objective et en complèt désaccord avec l'observation», etc. Plus loin, à la page 206, nous disons: «Si l'on admet comme on le fait depuis les mémorables recherches de Retzius et Lenhossek sur les vers, que les fibres sensitives se bifurquent dans les ganglions et que, par le moyen de collatérales elles, entrent en connexion avec les branches accessoires ou protoplasmiques de l'expansion principale, il en résulte *avec un très haut degré de vraisemblance, que les neurofibrilles fines destinées à la substance ponctuée transmettraient le courant en direction cellulipète;* quant aux neurofibrilles chargées de former des fibres motrices elles *conduiraient l'influx nerveu en direction cellulifuge*».

Naturellement, si nous n'avions ecrit que cela, il y aurait sans doute

quelque inconséquence dans nos appréciations. Mais nous ajoutons tout de suite.

.....«Mais cette supposition est très risquée car elle repose sur le postulat suivant que lui même à besoin d'être démontré n'ayant pas encore reçu confirmation ni de l'observation anatomique ni de l'experimentation physiologique. Ce postulat est le suivant: les neurofibrilles constituent, à l'exclusion du spongioplasma et du suc cellulaire qui les baigne, la substance conductrice des neurones». Voici encore un paragrafe non moins expressif: «Au point de vue physiologique, les expériences précises effectuées chez les invertébrés ne sont pas davantage favorables à cette manière de voir. Bethe a montré que le corps de la cellule nerveuse n'est pas nécessaire à la propagation des courants des nerfs sensitifs aux nerfs moteurs» (contre ce fait très grave Apathy n'a pu élever aucune objection). En fin, citons ce dernier passage (page 207). «De toutes façons et quelle que soit l'interprétation que l'on adopte, le critérium basé sur le volume et la position des neurofibrilles dans le corps et dans le pédicule cellulaire ne peut aucunement servir à la détermination du sens des courants; on ne doit avoir recours dans ce but qu'au criterium physiologique ou à celui des connexions terminales».

Ou est l'inconséquence et la contradiction? Nulle ne les pourrait trouver que dans l'esprit et l'intention naivement agréssives d'Apathy.

L'homme le plus borné comprendrait facilement que la vraisemblance que nous attribuons dans le premier passage cité ici, à la conduction cellulipète des neurofibrilles incluses dans les branches accessoires du cylindre-axe est elle même conditionelle; il faudrait avant de l'accepter qu'on ait démontré la conductibilité exclusive des neurofibrilles. Si cette démonstration n'est pas faite il va de soi que la vraisemblance n'existe plus. L'hypothèse du passage du courant des branches accessoires à l'axone, hypothèse proposée de façon indépendante par Bethe et par nous, devient alors probable (théorie de la polarisation axipéte). Comme l'on voit, un des sophismes que M. Apathy cultive de préférence c'est de citer isolée une proposition conditionnelle, en eliminant la phrase qui en établit la conditionalité.

Quoiqu'il en soit, et malgré nos précédents propos, le problème de la transmision de l'onde nerveuse d'une cellule à l'autre reste en l'état, c'est-à-dire aussi peu résolu qu'autrefois. Il est peut-être plus compliqué que nous ne l'imaginons, et à notre avis on ne pourra le poser avec quelque chance de solution que du jour où nous connaitrons mieux l'essence du mouvement nerveux et la nature des processus chimiques qui s'opèrent dans le neuroplasma et dans le réticulum intracellulaire à l'arrivée de l'ébranlement produit dans les appareils périphériques. Les hypothè-

ses d'Apathy, de Bethe, ainsi que la nôtre, sont donc prématurées; ce sont de simples conjectures d'orientation dans un domaine pour ainsi dire ignoré. Et pourtant, nous croyons que les faits acquis jusqu'à present sont plus favorables à l'hypothèse d'une transmission à distance qu'à celle d'une propagation ininterrompue le long d'un système de filaménts continus (1).

III. Disposition des neurofibrilles dans le corps cellulaire. Réseau périphérique et réseau central.

Apathy nous reproche maintes fois dans son pamphlet des erreurs que nous aurions commis dans nos études sur l'organisation de la charpente neurofibrillaire dans les cellules nerveuses des vertébrés; d'après lui les figures qui réprésentent ce réseau dans notre travail de 1903 manquent de réalité. Il nie également l'existence des ramifications et anastomoses neurofibrillaires que nous figurons, il refuse enfin d'admettre la distinction des neurofibrilles en filaments primaires et secondaires; ce que nous appelons filaments primaires n'etant pour lui que des artifices de préparation dus à la coalescence et à la fusion des fibrilles.

Examinons une à une ces diverses objections.

Double réseau intraprotoplasmique chez les vertébrés.—Tout d'abord relevons ce trait habituel de la tactique d'Apathy qui consiste á éxagérer nos opinions, pour se placer lui à un meilleur point de vue pour la réfutation. Aussi, au lieu de se reporter à nos travaux les plus récents, au lieu de les citer, il dirige ses critiques contre les conclusions renfermées dans la première monographie relative aux neurofibrilles et publiée en 1903, dans laquelle le petit nombre des observations faites alors, et les incertitudes des techniques employées, ne nous permettaient guère d'enoncer une doctrine générale et definitive. Si Mr. Apathy eût consulté nos travaux postérieurs ou il en eut tenu compte, il aurait vu que nous y

(1) Afin de savoir si chez la sangsue le système conducteur est constitué par les neurofibrilles ou par le neuroplasma, Bethe a comparé dernièrement le mode de la transmision le long du corps de la sangsue etirée et à l'état de contraction Il conclut de ses expériences que le courant passe par les neurofibrilles et non par le neuroplasma. Or Carlson en expérimentant sur les gastéropodes (Ariolimax) et sur un ver (Bispira) est arrivé à des résultats précisément contraires. (Voir au Congrès de Physiologie de Heidelberg, août 1907. Bethe: Ein neuer Beweis für die leitende Fuktion der Neurofibrillen). Du reste, sur cette question nous avons déclaré à plusieurs reprises que notre avis n'est pas fixé. Et nous ajouterons que si, grâce aux expériences de Bethe ou d'autres physiologistes, on arrive à démontrer la conductibilité exclusive des neurofibrilles, la conception neuronale n'en éprouverait aucun contretemps. Il suffirait de supposser une action interneuronale à distance.

affirmons, comme lui-même, l'absence du double plexus dans les cellules des ganglions du Lumbricus (1). Au reste, nous n'avons jamais prétendu à l'identité absolue d'organisation neurofibrillaire chez les hirudinées et chez les vertébrés. « *Au fond*, disions nous, les dispositions si intéressantes découvertes par Apathy chez les invertébrés s'accordent admirablement avec ce que nous avons observé chez les mammifères, chez lesquels on trouve deux réseaux neurofibrillaires, l'un périnucleaire et l'autre cortical». Notons que le mot, *au fond*, signifie *en substance*, dans *ce qui est essentiel*, et attenue par conséquent ce que pourrait avoir de trop catégorique l'affirmation d'égalité. En outre, les figures et le texte prouvent, que dans notre esprit il ne s'agit pas chez les mammifères de deux réseaux lamellaires concentriques et séparés par des espaces presque vides, mais bien de deux formations réticulaires continues, l'une corticale large et lâche, l'autre périnucleaire plus dense et plus étroite. Cette asertion n'est seulement une opinion à nous. Donaggio a demontré, chose également constatée par Michotte, Marinesco, Schaffer, etc., que ces deux formations plus ou moins distinctes s'observent dans presque toutes les cellules nerveuses des mammifères; mais que dans les unes, celles du petit type réticulé, la zône corticale est pauvre en neurofibrilles et la zône périnucleaire apparait très marquée; tandis que dans les grandes cellules fasciculées ou réticulo-fasciculées, la couche corticale est au contraire si abondante, si dense, qu'il est à peine possible de la distinguer de la périnucleaire. Ce double réseau est au reste plus accentuée chez le foetus et animaux jeunes que chez les adultes, et voilà la raison pourquoi dans notre monographie de 1903, basée avant tout sur l'étude du lapin, du chien et du chat âgés de quelques jours, les despriptions et les figures exagèrent peut être un peu le contraste (par rapport à l'animal adulte) entre les deux réseaux neurofibrillaires.

Peut être nous avons péché par esprit de généralisation excessive: mais nous l'avons fait en bonne compagnie et surtout en compagnie d'Apathy lui même. En effet, cet auteur a attribué, par généralisation, le double plexus neurofibrillaire aux cellules sympathiques des vertébrés, alors qu'aujourd'hui il en fait l'apanage exclusif des hirudinées. A propos du nid péricellulaire où vient se terminer la fibre spirale des cellules sympathiques de la grenouille il a affirmé en effet à la page 635 de son mémoire de 1897, que cette fibre spirale, comparée par lui aux neurofibrilles afférentes des cellules des ganglions chez les hirudinées, ne se termine pas toujours de la façon que décrivent les auteurs; parfois, assure t-il, elle pénètre dans le corps de la cellule et y engendre un réseau cortical aplati. Voici ses propres termes: « Parfois nous avons vu, et cela de façon certaine, la corbeille péricellulaire dans le plasma du corps cellulaire

lui-même». «Les neurofibrilles parties de la corbeille se rendent au noyau, forment dans tout le somatoplasma un lacis neurofibrillaire (Neurofibrillengitter) et se continuent ensuite par le faisceau neurofibrillaire du cylindre-axe ou expansion droite». «Je crois en substance avoir démontré cette continuation (ici Apathy fait allusion à la communication établie entre les deux réseaux par des fibres radiales, chez la sangsue) dans les cellules des ganglions sympatiques des mammifères».

Il résulte de ces citations, qu'Apathy a identifié, en principe, les neurones sympathiques des batraciens aux cellules nerveuses des ganglions (tipe K) de la sangsue, et qu'il a commis l'erreur grossière, impardonable chez un cytologue de son expérience, de prendre un plexus nerveux manifestement péricellulaire pour un réseau neurofibrillaire intraprotoplasmique.

Apathy soutient en outre une opinion évidemment fausse, lorsqu'il déclare que le double réseau n'appartient qu'aux hirudinées. Qu'il lise le memoire de Tello (1) sur la structure du réticulum neurofibrillaire chez les poissons, les batraciens, les reptiles et les oiseaux et il pourra se convaincre de l'existence, au moins dans certaines sortes de neurones des reptiles (*Lacerta agilis*, *Lacerta muralis*, *Tropidonotus natrix*) et des batraciens, d'une disposition stratifiée de la charpente neurofibrillaire intrasomatique qui rappelle entièrement celle de la cellule ganglionnaire de la sangsue. Bethe (2) lui même a décrit et réproduit des dispositions de ce genre (voyez la fig. 2, pl. 17 du travail de ce savant) ainsi que Rossi (3) qui en a aussi observé à l'aide de sa méthode, celle de Donaggio et la nôtre, dans les neurones de la moelle épinière. Enfin, d'après nos recherches faites chez les embryons du poulet (4) la double charpente neurofibrillaire se présente très accentuée dans les jeunes neurones sensitifs.

Avant d'abandonner ce sujet nous devons répondre à une objection absolument gratuite de notre contradicteur. D'après Apathy nous avons commis l'erreur de supposer que le réticulum superficiel des neurones de *l'Hirudo*, siège en dehors du corps cellulaire, quand l'examen le plus superficiel de nos dessins et la lecture un peu attentive du texte, suffisent pour montrer que pour nous, les deux formations neurofibrillaires gisent

(1) *Tello:* Las neurofibrillas de los vertebrados inferiores. *Trab. del Lab. de Investigaciones biológicas*, t. III, 1904.

(2) *A. Bethe:* Das Centralsystem der Carcinus maenas. 8. Mitheil. *Arch. f. mikros. Anat.*, &. Bd. 51; 1898.

(3) *Rossi:* Ulteriori Ricerche sulla intima struttura delle cellule nervose nei vertebrati. *Le Nevraxe*, vol. VII, 1905.

(4) *Cajal:* Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario, &. *Trab. del Lab. de Inves. biol.*, t. III, 1904.

dans le protoplasma même de la cellule. Ainsi, en parlant du type cellulaire de petite taille, type dans lequel les deux formations réticulaires sont plus ou moins distinctes, nous affirmions que «Ces cellules présentent nettement les deux réseaux signalés par Apathy: le gros réseau ou réseau périnucléaire et le fin réseau ou réseau cortical». Nous disions aussi, à propos de ce dernier: «Des filaments délicats et flexueux partent du réseau périnucléaire; ils se ramifient modèrément et produisent *dans la région corticale du protoplasma* un réseau très délicat».

Nous pourrions encore rapporter d'autres passages où la même pensée se trouve reproduite.

Comment donc Apathy a-t-il pu nous attribuer cette grosière mecompte? Tout simplement par la méthode vulgaire et commune d'isoler du contexte un passage qu'il n'a pu comprendre. Voici d'ailleurs le passage incriminé: «*L'intérieur des neurones des vers* (nous voulons parler de la sangsue) renferme, ainsi qu'Apathy l'a découvert, une charpente de filaments hyalins..... et disposés, soit en un réseau périnucleaire élégant, soit en deux réseaux séparés l'un de l'autre, mais dont l'un (nous faisons allusion au réseau interne) s'étend constamment sous forme de nid à l'intérieur du protoplasma». Evidemment ce passage ne peut être donné comme modèle de précision descriptive; *à l'intérieur du protoplasma* est un pléonasme inutile et l'expression *s'étend* eut pu être substituée par le mot *se dispose*. Mais ce sont là des vétilles, et pour quiconque veut comprendre, la phrase finale signifie que *l'un des réseaux est toujours disposé sous forme de cercle concentrique*; jamais nous n'avons dit ni pensé que l'autre réseau, le réseau diffus ou cortical était placé hors de la cellule. Ceci eut été tout bonnement la négation du début du passage et du reste du texte. Seul Mr. Apathy pouvait nous attribuer une telle incongruence.

Disposition en réseau des neurofibrilles intrasomatiques.— Sur ce point les opinions d'Apathy sont en grande partie d'accord avec les nôtres, du moment qu'il admet, du moins chez certains vertébrés (voyez la description des neurofibrilles du Lophius) que les neurofibrilles du corps cellulaire sont disposées en réseau, bien qu'il suppose que cet aspect reticulé n'est souvent qu'apparent, car les grosses neurofibrilles se composeraient en réalité de fibrilles élémentaires. Mais comme pour Apathy nous ne pouvons jamais avoir raison, même lorsque nous coïncidons avec lui dans la description des faits, il suposse que la réticulation, qui est certaine (en tant que donnée observation, bien entendu) quand il la décrit, devient douteuse ou erronée lorsque nous la décrivons. D'après le zoologue hongrois (qui ne fait que plagier la tactique défensive inventée par Bethe) notre procédé d'impregnation est impropre à révéler la dispo-

sition véritable des neurofibrilles intracellulaires, parce qu'il produit des accolements, des déplacements, etc., etc. Ce qui n'empêche pas à notre contradicteur de dessiner partout des réticulations intraprotoplasmiques, non obstant l'excellence insuperable de sa technique.

Nous ne rappellerons pas les arguments invoqués par les nombreux partisans de la constitution réticulaire de la charpente neurofibrillaire intrasomatique (Donaggio, nous-même, Rossi, van Gehuchten, Michotte, Tello, Athias, Nageotte, Marinesco, Dogiel, Botezat, London, C. Schaffer, Retzius, Held, etc.) contre la manière de voir d'Aphathy, de Bethe et de ses élèves. Nous signalerons seulement un fait curieux. Tous ceux qui à l'exemple de Bethe, Embden, Bielschowsky, Wolff, Economo, etc., ont employé dans leurs recherches les méthodes qui colorent faiblement les neurofibrilles chez les mammifères, refusent toute existence aux anastomoses neurofibrillaires intrasomatiques ou en font des exceptions. Comme sur un mot d'ordre, ils reprochent tous aux techniques utilisées par leurs adversaires *les défauts qu'il faudrait qu'elles eussent* (coalescences, fusions, contraste insuffisant entre le neuroplasma et les neurofibrilles) pour sauver du naufrage la théorie de l'indépendance des neurofibrilles intrasomatiques. Et avec un cèle, *pro domo sua*, vraiment comique, ils affirment intrépidement que seule la technique par eux usitée est impeccable!

Par contre, tous ceux qui ont employé les méthodes a coloration énergique, celle de Donnagio, celle de Lugaro, de Rossi, la nôtre, etc, soutiennent la disposition réticulée des neurofibrilles intrasomatiques et expliquent l'opinion de leurs contradicteurs par la difficulté où ils se trouvent d'imprégner les travées neurofibrillaires les plus fines par les méthodes de Bethe et de Bielschowsky. Il y a sans doute exagération de part et d'autre, le *trop de zèle* que tant alarmait à un célébre diplomate français. Néanmoins, il est un fait certain qui peut servir de critérium à tout juge impartial de la question, c'est, que dans les meilleures préparations de Bethe et Bielschowsky, les neurofibrilles n'apparaissent que très faiblement colorées en un plexus lâche et relativement pauvre; au contraire, dans les coupes bien différenciées obtenues par la méthode de Donaggio et par la nôtre, la charpente neurofibrillaire intrasomatique est extrêmement compliquée et renferme des travées qu'on ne voit point par les techniques de Bethe et Bielschowsky.

Il n'y a pas espoir de voir finir bientôt cette polémique sur la disposition des neurofibrilles intrasomatiques. L'indépendance de ces neurofibrilles, leur aptitude à conduire exclusivement le courant nerveux sont des préjugés par trop enracinés dans certaines écoles pour qu'on puisse s'attendre à un accord prochain entre les deux partis. Il serait pourtant à

desirer que les coryphés de l'antineuronisme abandonnent un jour la tactique si antiscientifique et si puérile de dénigrement à l'égard des méthodes employées par leurs adversaires et se décident à examiner et à interpréter, en toute sérénité d'esprit, et leurs préparations et celles des autres (1).

Les partisans de l'indépendance des neurofibrilles intrasomatiques seraient bien embarrasés pour expliquer de façon satisfaisante pourquoi il doit se produire de toute nécessité des accolements de neurofibrilles dans nos préparations, lorsqu'elles sont fixées au préalable par l'alcool à 96°, l'alcool ammoniacal ou le formol, tandis qu'il ne s'en produit point, prétendent-ils, dans les préparations de Bielschowsky dont la méthode implique, tout comme la nôtre, la fixation préalable (2), et aussi l'emploi de l'ammoniaque et l'argent colloïdal. Leur embarras ne serait certainement pas moindre s'il leur fallait expliquer comment les méthodes de Donaggio et de Bethe, fondées sur le même principe, mais opérant de manière différente, révèlent l'une, des réseaux, et l'autre, des fibrilles en apparence indépendantes. Et chose singulière, *ce sont precisement les procédés qui impregnent le plus complètement et le plus énergiquement, qui presentent la charpente neurofibrillaire sous forme réticulée!*

Malgrè tout, nous n'avons point la prétention de nier absolument la possibilité d'une texture fasciculée du réticulum. Ce que nous affirmons c'est qu'avec le pouvoir résolvant de nos microscopes actuels, les meilleures imprégnations montrent toujours dans le corps cellulaire les neurofibrilles disposées en travées unissantes apparemment masives et indécomposables en fibrilles élémentaires. Aussi se demandera-t-on avec nous, pourquoi nos adversaires adoptent de préférence et sans motif suffisant

(1) Pour formuler ce jugement nous nous sommes basés sur l'examen des coupes excellentes que Bethe avait eu l'obligeance de nous prêter il y a quelque temps, et en second lieu, sur celle des coupes que nous avons eu l'occasion d'etudier dernièrement dans le laboratoire de Bielschowsky, enfin sur l'exploration des coupes obtenues par nous à l'aide des méthodes de ces deux savants. Dans les préparations de Bethe on distingue parfaitement les faisceaux de neurofibrilles des cellules motrices de la moelle et des cellules de Purkinje du cervelet; par contre, les travées les plus délicates, surtout celles qui existent au niveau des divisions des dendrites, manquent ou n'apparaissent qu'imparfaitement. On peut en dire autant des préparations de Bielschowsky; la charpente neurofibrillaire impregnée en violet y est si pâle qu'il est extrêmement difficile de se rendre un compte exact de la disposition réelle de chaque fibrille. Néanmoins, dans une coupe du noyau trapezoïde, coupe où la coloration était suffisamment énergique, nous avons pu constater l'existence d'un véritable réseau, pas aussi net évidemment que dans nos préparations, *mais enfin un réseau.*

(2) Dans une de nos formules nos fixons en formol à 12 % à peu près comme dans le procédé de Bielschowsky et les résultats sont essentiellement égaux à ceux de la fixation en alcool ammoniacal.

celle des deux hypothèses qui s'éloigne le plus de ce que les préparations les mieux imprégnées montrent à nos sens.

Variabilité du réticulum neurofibrillaire dans divers états physiologiques et pathologiques.—Nous avons soutenu maintes fois dans nos écrits, en nous basant sur des observations irréfutables, que le réticulum neurofibrillaire intraprotoplasmique variait, suivant divers états physiologiques et pathologiques, dans une mesure veritablement extraordinaire.

Apathy a décrété *ex cathedra*, sans chercher point du tout à contrôler nos observations, que les neurofibrilles ne peuvent jamais varier, *parce qu'elles sont des conducteurs solides et parfaitement immuables* (voilà, dit en passant, une jolie petition de principe qui nous renseigne admirablement sur l'esprit logique de notre amène contradicteur).

A ce propos il nous réproche à plusieurs reprises une phrase sans grande valeur qu'il prend à la lettre : «Le réticulum, disions nous, n'est pas un système fixe, immuable, mais un appareil capable de variations et de transformations que l'on pourrait comparer à l'amiboïdisme intracellulaire dont sont douées les cellules des poils staminaux dans *Tradescantia virginica*». Cette comparation, que nous ne reproduisons pas dans nos derniers travaux, n'est peut-être pas très heureuse ; mais Apathy s'en irrite, s'exaspère et comme toujours, cette exaspération se traduit chez lui par la menace d'un mémoire. Un mémoire pour combattre une comparation peu heureuse!

Notre adversaire ferait bien mieux de calmer ses nerfs et de considérer avec un peu de sang froid qu'une image plus ou moins graphique n'est pas après tout une proposition fondamentale ayant la portée d'une doctrine; mais un artifice de l'imagination pour frapper l'inteligence du lecteur et rendre la pensée plus compréhensible.

Nous ne nous attarderons pas à discuter ici le fait de la variation de la charpente neurofibrillaire; il est tellement indiscutable que quiconque peut le constater à l'aide de n'importe quelle méthode neurofibrillaire. Nous nous bornerons donc à prier Mr. Apathy de vouloir bien lire, sans parti pris, les travaux de Tello et les nôtres sur les variations considérables du réseau neurofibrillaire chez les reptiles en état d'hibernation; les nôtres, ceux de García, de França, et Marinesco sur les métamorphoses remarquables des neurofibrilles dans la rage; les nôtres, ceux de Marinesco, Donaggio et Dustin au sujet de l'influence exercée par le froid combiné ou non à l'inanition sur le réticulum intracellulaire chez les mammifères jeunes et adultes; ceux de Marinesco, Nageotte, Déjérine et Thomas sur les effets produits sur les réticulums par les toxines et diverses ac-

(1) *Cajal :* Variaciones morfológicas normales y patológicas del reticulo neurofibrillar. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo III, 1904.

tions pathologiques; ceux de Perroncito, nous même, et Marinesco sur les transformations singulières des neurofibrilles dans les fibres nerveuses en voie de régénération, etc., etc.

Les changements considérables que subit le plan d'organisation des neurofibrilles sous l'action des divers processus cités plus haut (changements qui ne sont point le resultat exclusif des dislocations et des coalescences, mais surtout d'une réorganisation de la charpente neurofibrillaire avec transport de la matière avide d'argent colloïdal) nous ont conduit à l'hypothèse des *neurobiones* (1) que nous avons formulée dans un de nos derniers travaux. Les neurobiones sont, d'après nous, des unités théoriques ultramicroscopiques du réseau neurofibrillaire; ce sont elles qui se déplacent suivant les conditions physico-chimiques du milieu ambiant et ce sont ces déplacements qui expliqueraient les dispositions normales et pathologiques de la charpente neurofibrillaire.

Nous le répétons, les variations de cette charpente ne sont pas discutables. La seule chose qui puisse l'être c'est la rapidité avec laquelle s'effectuent les changements, c'est aussi leur mécanisme physico-chimique. En général il semble qu'il s'agisse de modifications lentes à se produire, car l'action du froid et des toxines exige quelques heures avant de provoquer des effets bien manifestes. Non obstant, sur ce point on n'a pas encore dit le dernier mot, car il existe encore quantité de détails et de faits pas bien connus et pas suffisamment précisés.

En résumé, et comme conclusion doctrinale de ce long exposé critique nous tenons à déclarer qu'aucun des arguments invoqués par Apathy à l'appui de sa théorie de la continuité et de la conductibilité exclusive des neurofibrilles n'emporte la certitude. Il faut avouer que malgrè l'apparat logique dont il les à étalé, ses objections contre la conception du neurone emise par His et Forel ne sont que des pures dénégations dogmatiques, des conjectures histologiques tout-à-fait aventureuses et des préjugés physiologiques sans valeur. Ses attaques ont plutôt consolidé que démoli la doctrine que nous défendons. Seuls des faits nouveaux scrupuleusement observés et contrôlés peuvent renverser une théorie qui est basée sur des faits certains dont elle est simplement l'expression logique. Il est possible qu'un jour le neurone soit ruiné, mais ce ne sera pas à coup sur par les arguments d'Apathy et de Bethe; ce sera peut-être par la découverte de nouvelles méthodes capables de prouver ce que nul jusqu'ici n'a démontré: la continuité substantielle, constante et parfaitement nette des dernières ramifications nerveuses dans la substance grise.

Si nous refusons toute portée aux arguments théoriques d'Apathy, nous

(1) *Cajal:* Les métamorphoses précoces des neurofibrilles dans la régénération et la dégénération des nerfs. *Trav. du Lab. de Rech. biol.*, tomo V, 1907.

sommes loin de méconnaitre la valeur de ses travaux; car c'est grâce à eux (sans oublier Bethe et Dogiel) que nous avons acquis des notions fort importantes sur l'anatomie fine de la cellule nerveuse. Mais dans les travaux de ce savant, comme dans ceux de bien d'autres, il faut distinguer deux choses très différentes : les faits positifs et les hypothèses histo-physiologiques.

Les faits positifs que nous devons à Apathy sont les suivants: il a montré avec une parfaite netteté chez les invertébrés, l'existence d'un système filamenteux, découvert il est vrai depuis longtemps par Küpffer, dans les gros cylindres-axes, par M. Schültze dans le corps cellulaire, par Dogiel, dans les neurones de la rétine et par Flemming dans les ganglions rachidiens; il a aussi perfectionné de très heureuse façon quelques méthodes déjà connues, telles que celle du chlorure d'or de Loewit et celle du bleu de methylène d'Ehrlich; enfin, il a découvert un certain nombre de particularités intéressantes de l'organisation du réticulum neurofibrillaire dans plussieurs espèces de cellules nerveuses chez les invertébrés et vertébrés.

Bon nombre de ces fais d'observation ont été confirmés par Bethe, Prentiss, Holmgren, Bochenek, nous même, Azoulay, Nageotte et Sánchez. Tout le monde sait quelle part ces faits d'observation ont eu sur le progrès de nos connaissances sur l'organisation et la physiologie de la cellule nerveuse.

Mais le crédit si bien mérité de ces fais, ne peut pas en justice s'étendre aux hypothèses d'Apathy. Elles ne correspondent pas à des construction réelles, *mais à des illusions*, d'après la phrase sévère mais juste de l'illustre Retzius (1). Influencé par la structure de la cellule musculaire telle qu'on la conçoit aujourd'hui, et entrainé par un esprit de généralisation, louable au fond mais dangereux par les errements auxquels parfois il conduit, Apathy a édifié un schéma imaginaire de la structure et de la physiologie du système nerveux.

Parmi les hypothèses extrêmement risquées et qui dépassent de beaucoup les bornes de l'induction légitime, parmi ces hypothèses que souvent il brandit contre la théorie du neurone, comme si c'etaient des argumens de fait, nous citerons :

a) L'existence d'un réseau élémentaire diffus ou *Gitterwerck* dans le neuropylème ainsi que celle d'anastomoses courtes ou longues entre les fibres sensitives et les cellules des ganglions.

b) L'existence de fibrilles élémentaires dans les gros filaments du *Gitterwerk* intrasomatique.

(1) *G. Retzius:* Punktsubstanz «nervöses Grau» und Neuronlehre. *Biol. Unters.* Neue Folge, Bd. XII, 1905.

c) La distinction de deux types cellulaires dans les ganglions, l'un sensitif, l'autre moteur, d'après les connexions de leurs neurofibrilles.

d) La disposition en réseau diffus des terminaisons nerveuses périphériques.

e) Le début des neurofibrilles à la périphérie chez l'embryon, puis l'envahissement successif des neurones préformés des ganglions par ces neurofibrilles.

f) La distinction au point de vue fonctionnel et histogénique des neurones en *Nervenzellen* et *Ganglienzellen*.

g) La prétention que les filaments intrasomatiques découverts dans les cellules épithéliales à cils vibratiles, cellules glandulaires (*nephridies*) sont des neurofibrilles.

Nous ne nous appesantirons par sur ces suppositions tout à fait invérifiables et dont quelques unes même ont été combattues par Bethe et Prentiss, partisans cependant de la continuité intercellulaire. Nous terminerons cette partie de notre discussion faisant remarquer qu'Apathy partage avec certains prétendus réformateurs de l'anatomie nerveuse un trait d'esprit bien singulier; dans le but d'edifier ses spéculations hasardeuses, il a souvent fait une critique négative. Au lieu d'imiter la conduite prudente des intelligences logiques et séreines qui, tout en rendant justice à l'oeuvre du passé, s'efforcent d'y ajouter de nouvelles découvertes, il a été emporté par le désir malsain et egotiste de nier ou évertuer, au nom d'une vérite nouvelle, les vérités acquises antérieurement.

Nous le déclarons ici sans détours: tous les faits positifs découverts en ces dernières années par Apathy, Bethe et Held, peuvent sans qu'on fasse violence au moindre de leurs détails, sans qu'on les fausse ou on les sacrifie, entrer pleinement dans la conception neuronale, la compléter et l'améliorer. Les seules choses qui ne peuvent, naturellement, s'accorder avec elle, ce sont les théories histo-physiologiques imaginées de toutes pièces par ces savants.

IV. L'ORIGINALITÉ DE LA MÉTHODE AU NITRATE D'ARGENT RÉDUIT

Et maitenant nous allons répondre à la question la plus personelle que nous ait adressée Mr. Apathy; pour nous donner le coup de grâce elle a été réservée à la fin de son pamphlet. *In cauda venenum!*

Mr. Apathy, plein d'une infatuation d'un comique irresistible, commence par proclamer *urbi et orbi*, qu'il a découvert une méthode de coloration merveilleuse des neurofibrilles: «Cette méthode dit-il, est plus nouvelle, infiniment, que la méthode photographique attribuée à Cajal; *elle est de moi*». «De la même manière que personne n'attribue aujourd'hui à Cajal

la méthode du chromate d'argent, mais bien à son auteur, à Golgi (1) de même désormais on ne dira plus méthode de Cajal, mais méthode de Simarro». Et un peu plus loin: «Car le procédé du nitrate d'argent employé par Cajal comprend en réalité les deux opérations essentielles à celui de Simarro: le traitement des pièces par le nitrate d'argent et la réduction de ce sel dans les tissus». «Puisque le principe des deux méthodes est le même et puisque Simarro a publié la sienne trois années auparavant, pourquoi l'appelle-t-on méthode de Cajal?» «La seule différence entre les deux procédés est le mode de réduction qui est une modification sans grande importance, car il revient au même de la pratiquer sur des coupes ou dans les pièces». «Les deux manières fournissent des bonnnes et des mauvaises préparations»; «quant à la fixation préalable (qui ne se trouve pas dans le procédé de Simarro), Cajal l'a prise à Bielschowsky, etc.»

Ainsi, à en croire notre antagoniste nous aurions commis la félonie de modifier inutilement ou de travestir la méthode de Simarro pour dépouiller notre excellent et savant collègue d'Université! Telle est la grave accusation que nous lance M. Apathy pour nous anéantir à jamais et sans s'appuyer sur d'autres textes que sur un *compte rendu* fort incomplet publié par Schiefferdeker dans *Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie*, Bd. XVIII en 1901.

Avant de reduire à néant l'injuste accusation de M. Apathy, il nous parait nécésaire de faire un peu d'historique et d'exposer un certain nombre de renseignements bibliographiques que M. Apathy ignore ou feint d'ignorer.

Tout d'abord nous n'avons jamais nié qu'il y eut une certaine parenté entre la méthode du nitrate d'argent réduit (et aussi entre celle de Bielschowsky) et la méthode photographique de Simarro; jamais nous n'avons eu même l'idée de disputer sur les titres indiscutables que possède notre excellent ami à la priorité de ces deux faits essentiels: la preuve donnée par lui, tout le premier, de la possibilité d'imprégner les neurofibrilles par les sels d'argent, en frayant ainsi une route immediatement suivie par Bielschowsky, Lugaro et nous même; et l'introduction systématique des réducteurs photographiques dans les techniques colorantes du système nerveux.

Nous pourrions donner maintes preuves de ce que cette déclaration

(1) Quand donc nous sommes nous attribué la propriété de la méthode de Golgi? Jamais nous n'avons commis une si stupide vilainie, et si quelques auteurs ont parlé de la *méthode Golgi-Cajal* pour désigner, le procédé de la double imprégnation (c'est-à-dire une de nos modifications à la méthode) nous n'y sommes absolument pour rien.

(2) *Cajal:* Manual de Histología normal, etc., 4.ª edición, 1905, pág. 546.

n'est pas faite ici pour la première fois. Voici ce que nous avons dit à ce propos dans l'édition de 1905 de notre traité d'histologie: «C'est ce psychiâtre distingué qui a eu le mérite de colorer les neurofibrilles pour la première fois en se servant des sels d'argent réduites par les dévéloppateurs photographiques. Bien qu'on utilise peu cette méthode à cause de sa complication et de son inconstance, nous croyons utile de la faire connaître, parce que la réaction qui lui sert de base est fort originale et aussi *parce qu'elle constitue le point de départ d'autres méthodes d'imprégnation argentique plus certaines et meilleures*». Suit la description détaillée de la méthode de Simarro, puis celle du procédé au nitrate d'argent réduit.

Remarquons en outre, et la remarque en vaut la peine, que la comunication de Simarro, parut tout d'abord dans un journal de médecine inconnu des neurologistes (1) et qu'elle fut reproduite ensuite *in extenso* dans notre propre *Revista trimestral micrográfica* (2) ce qui fit connaître et essayer la méthode dans plusieurs laboratoires. Enfin, lorsque fut publie en 1803 le procédé du nitrate d'argent réduit (3), nous parlâmes de celui de Simarro en faisant observer qu'on pourrait le perfectionner grandement et le rendre par là applicable à tous les centres nerveux si on y changeait le mécanisme de la réduction et si l'on y supprimait quelques opérations.

Mais avant d'aller plus loin, et puisque M. Apathy s'en rapporte non point au texte original de la méthode de Simarro, mais à un résumé publié par une Revue allemande, nous croyons utile et nécéssaire de mettre sous les yeux du lecteur les propres termes du neurologiste espagnol.

«Pour obtenir ce résultat (Simarro fait ici allusion à l'imprégnation des neurofibrilles, des cylindres-axes, et des cellules nerveuses) il est nécéssaire: 1°, d'imbiber les tissus de bromure ou d'iodure de potassium; 2°, d'immerger les tissus dans une solution de nitrate d'argent (pour qu'il se forme un bromure ou un iodure d'argent réductible par la lumière); 3°, débiter les tissu (après inclusion dans le celloïdine ou autre matière appropriée) dans la chambre noire; 4°, exposer les coupes à la lumière pendant quelques minutes; 5°, les révéler par l'un quelconque des révélateurs photographiques, tels que l'acide pyrogallique ou l'hydroquinone que nous avons employés et qui nous ont donné des bons résultats; 6°, fixer les coupes par l'hyposulfite de soude; 7°, les laver abondamment pour éliminer ce dernier sel».

(1) *Revista americana de ciencias médicas*, diciembre, 1900.

(2) *L. Simarro:* Nuevo método histológico de impregnación por las sales fotográficas de plata *Rev. trim. micrográfica*, t. V, 1900.

(3) *Cajal:* Un sencillo proceder de impregnación, etc. *Archivos latinos de Medicina y Biología*. Año 1.°, t. I, n.° 1, 20 octubre 1903.

«Pour iodurer ou bromurer les tissus nous avons essayé plusieurs moyens; un certain nombre d'entre eux nous ont donné d'assez bons résultats, mais celui qui s'est montré le plus efficace consiste à empoisonner l'animal (le lapin dans notre expérience) par le bromure de sodium ou de potassium. Afin d'obtenir une large imbibition des tissus, nous avons préféré intoxiquer lentement l'animal; nous lui avons donc fait journellement une injection hypodermique d'un demi gramme, d'un gramme, ou d'un gramme et demi de bromure de potassium dissous dans l'eau». Dès que l'animal a succombé (ce qui a lieu après plusieurs jours d'intoxication) nous enlevons la moelle, le cerveau et aussi dans quelques cas des portions de foie ou de rein; nous coupons la moelle en morceaux de 5 à 10 mm. de long. et le cerveau en tranches de 5 à 6 mm. d'épaisseur; nous les immergeons dans une solution de nitrate d'argent à 1 por 100 à laquelle nous ajoutons parfois un peu d'urée. Nous mettons toujours les flacons à l'abri de la lumière et parfois à l'étuve chauffée entre 30° et 35° dans le but d'obténir ce que les photographes appellent la maturité de l'émulsion».

Puis vient la description détaillée des opérations que Simarro juge essentielles: l'ioduration ou la bromuration des animaux vivants, l'immersion des pièces dans le nitrate d'argent. Enfin Simarro expose par le menu les résultats qu'il a obtenus sur des moelles de lapins iodurés et bromurés; il mentionne les neurofibrilles grosses et fines, la mosaïque superficielle du réseau de Golgi, les stries de Frommann, les disques de soudure, le premier surtout, sur les cylindres axes des cellules motrices, les bifurcations et les collatérales des racines postérieures, etc.

Telle est la méthode qui de l'aveu de tous s'appelle la *méthode de Simarro;* c'est la seule que quelques neurologistes, Michotte par exemple, ait essayée, la seule à laquelle Simarro attribue en termes explicites la propriété de colorer les neurofibrilles. A ce témoignage écrit, nous pourrions ajouter la déclaration verbale que nous a faite à plusieurs reprises le neurologiste espagnol, savoir: que l'empoisonnement des animaux constituait une condition *sine qua non* pour obtenir l'imprégnation des neurofibrilles.

Mr. Apathy nous retorquera sans doute, que Simarro a publié aussi en quelques mots, et sans s'y arreter, un autre procédé d'imprégnation plus simple, plus semblable au nôtre et consistant dans les opérations suivantes: immersion dans le nitrate d'argent des pièces provenant d'animaux chlorurés, c'est à-dire non intoxiqués; inclusion dans la celloïdine, exposition des coupes à la lumière et révélation de ces coupes par les développateurs photographiques. Cela est parfaitement vrai; mais voyons un peu ce que Simarro lui même dit de cette manière de procéder.

«Il faut ajouter ici que, pour comparer les résultats, nous avons immergé, dans la solution de nitrate d'argent, de la moelle, du cerveau et d'autres organes d'animaux non intoxiqués par le bromure ou l'iodure de potasium. Nous les avons ensuite inclus et débités, nous avons exposé les coupes à la lumière, puis nous les avons révélées et fixées comme dans le cas d'animaux iodurés ou bromurés. Le résultat, sans être comparable à celui que nous ont donné ces derniers, n'a pas laissé que d'etre fort interessant. Nous avons obtenu en effet les réactions photographiques, grâce sans doute à la formation de chlorure d'argent par combinaisont du chlorure de sodium de l'organisme. Il y a donc lieu de supposer que le procédé d'impregnation argentique usité depuis longtemps pour révélèr le contour des cellules épithéliales, endothéliales, les stries de Frommann, les disques de Ranvier, etc., est basé sur le formation d'un chlorure d'argent photographique combiné à l'albumine des tissus et qu'il y a lieu d'espérér qu'on pourra le perfectionner en employant des techniques révélatrices convenables».

Simarro ajoute plus loin «Néanmoins, nous avons obtenu aussi par leur moyen (il fait allusion aux dévéloppateurs photographiques alcalins) dans les tissus chlorurés (c'est-à-dire normaux) quelques résultats qui permettent d'en esperer de meilleurs si prenant pour guide la technique photographique, la révélation aurait lieu en bain acide; mais occupé à poursuivre nos recherches sur les tissus bromurés et iodurés, il nous a fallu arrêter pour le moment la question à ce point».

Où sont donc les résultats intéressants qui d'après la supposition, toute gratuite, de Mr. Apathy équivalent à ceux obtenus chez les lapins bromurés et sont identiques à ceux que donne mon procédé? Simarro lui-même n'explique pas l'énigme, car voici à quoi se résume tout ce qu'il dit en fait de résultats à propos des pièces chlorurées:

«Dans la moelle du lapin bromuré et du lapin normal, on remarque un *précipité étendu à tout le protoplasma, plus abondant néanmoins autour du noyau..... «Chez les lapins chlorurés les stries de Frommann sont nettes, mais l'imprégnation s'accompagne d'un précipité abondant et sa pénétration est faible»*.

Voilà, nous le répétons, tout ce que signale Simarro au sujet despièces provenant d'animaux non intoxiqués. Du reste, toutes ses figures et toutes ses descriptions de neurofibrilles ont trait aux animaux intoxiqués et plus particulièrement aux animaux empoisonnés par le bromure.

D'ou il résulte: 1° Le texte même du travail de Simarro démontre qu'avant notre publication nul n'avait publié la façon d'obtenir par le nitrate d'argent réduit, la coloration des neurofibrilles des animaux non in-

toxiqués (1). 2° En parlant de ses essais, Simarro ne fixe aucune des conditions que nous avons trouvées nécessaires à l'imprégnation, telles que durée du séjour dans le nitrate, action de la chaleur, réduction en mase, etc. 3° Simarro déclare lui-même n'avoir pas suffisamment étudié les pièces normales, et être obligé de remettre ses expériences à plus tard. 4° Le texte et les légendes des figures du travail de Simarro apprennent que vraisemblablement ce savant n'a observé les neurofibrilles que chez les animaux intoxiqués. C'est pourquoi nous, van Gehuchten, Michotte et tous ceux qui ont essayé la méthode de Simarro, après avoir entendu les explications de ce savant, et avoir vu ses belles préparations au *Congrès international de Médecine de Madrid en* 1903, nous avons tous utilisé sa méthode en intoxiquant les animaux.

Nous allons voir à l'instant que les deux méthodes sont basées sur des principes différents, elles comprenent des opérations non pareilles et sont par conséquent tout à fait étrangère l'une à l'autre

Dans le suivant tableau on peut confronter les deux méthodes:

MÉTHODE DE SIMARRO (*Pièces chlorurées*).	NÔTRE MÉTHODE
1. Pas de fixation.	1. Fixation (formules 2, 3, 4 et 5) soit par l'alcohol, soit par l'alcool ammoniacal, soit par le formol à 12 %. etc.
2. Solution de nitrate d'argent à 1 % dans tous les cas.	2. Solution de nitrate d'argent à titre variable suivant les cas, et pouvant aller dans certaines imprégnations, chez les hirudinées par exemple, à 6 %.
3. Durée du sejour des pièces dans la solution du nitrate d'argent non déterminée; elle semble pouvoir osciller dans de grandes limites, entre 16 heures par exemple, et 10 jours; avec des résultats semblables en hiver et en été.	3. Durée de séjour nettement déterminée en raison de sa grande importance pour la réussite de l'imprégnation. Emploi indispensable de l'étuve à 35° et au dessus. Les pièces non fixées y doivent séjourner 4 à 5 jours; les pièces fixées 5 à 7 jours suivant les formules.

(1) Nous tenons à faire remarquer que la description détaillée de la méthode de Bielschowsky basée comme la notre dans la production de l'argent colloïdal est parue le 15 nov. de 1908, tandis que nôtre première communication détaillée sur l'argument est du 20 octobre de 1908. (*Arch. latinos de Medicina y Biologia*, n° 1, 20 octubre de 1908). Il est vrai que déjà au mois de juin de cette même année Mr. Bielschowski nous annonce d'avoir arrivé à colorer les neurofibrilles par le nitrate d'argent ammoniacal et le formol; mais il ne nous donne aucun renseignement précis sur la téchnique employée par lui (Voyez: *Neurol. Centralbl.*, juin, 1908), et partant, ses recherches n'ont pu avoir aucune influence sur les nôtres.

4. Traitement des pièces par l'alcool absolu, inclusion dans la celloïdine, sections au microtome et dans l'obscurité, etc. Le nitrate d'argent libre est éliminé entièrement ou presque entièrement pendant ces opérations.	4. Pas d'inclusion précédant la réduction. Le nitrate d'argent libre reste dans les pièces et sert à la réaction.
5. Exposition des coupes à la lumière pendant plusieurs minutes.	5. Pas d'exposition des coupes à la lumière; section des pièces au microtome après la réduction.
6. Développement des coupes insolées dans un bain réducteur alcalin composé d'acide pyrogallique, sulfite de soude et ammoniaque.	6. Pas de développement photographique, mais réduction en masse des pièces nerveuses et production d'argent à l'état colloïdal dans l'épaisseur des tissus au moyen d'un phenol sans mélange: acide pyrogallique, hydroquinone, etc., donc pas d'alcali ni de sulfite (le formol n'agit que comme durcissant).
7. Fixation des coupes à l'hyposulfite et virage à l'or.	7. Ni fixation ni virage. Inclusion des pièces dans la paraffine ou la celloïdine, section au microtome et montage des coupes dans la résine dammar.
8. A la suite de ces opérations on obtient, d'après Simarro, la coloration granuleuse des neurones; on colore aussi des stries de Frommann, des disques de Ranvier, &.	8. On obtient couramment la coloration en brun ou rouge obscur des neurofibrilles dans tous les centres nerveux adultes et embryonnaires et cela chez les vertébrés et quelques invertébrés. Imprégnation regulière et constante des cylindres-axes et arborisations nerveuses tant centrales que périphériques. Pas de coloration des stries de Frommann, ni des disques de soudure, ni du réseau pericellulaire de Golgi, etc.

«Mais ces différences sont minimes, nous répondra Mr. Apathy, elles n'ont rien d'essentiel. Que la réduction ait lieu dans les pièces ou sur les coupes, le résultat est le même et l'on obtient par les deux procédés, par la modification du Dr. Cajal, comme par la méthode originale de Simarro, des préparations bonnes et mauvaises». «En outre, le Dr. Cajal a pris de Bielschowsky la fixation préalable des tissus car au début il ne fixait pas.....; en définitive, le principe de la méthode est le même».

Autant d'erreurs que d'affirmations! Voyons tout d'abord le principe de la méthode du nitrate d'argent réduit.

Principe de notre méthode. — Nous venons de déclarer que ce principe

est absolument différent de celui qui sert de base à la méthode du Dr. Simarro. En effet, ce savant provoque dans le tissu nerveux, soit en intoxiquant les animaux, soit (bien plus rarement) en immergeant les pièces dans une solution de nitrate d'argent sans intoxication préalable, la formation d'un sel d'argent insoluble (bromure, iodure, chlorure, albuminate d'argent, etc.) sensible à la lumière et réductible par les développateurs photographiques alcalins. Fixées dans une proportion variable dans les neurones et les cylindres-axes, ces sels constituent l'image qui sera révélée et qui par conséquent préexiste en quelque sorte à l'action des développateurs. Il n'y a donc aucun inconvenient à éliminer par des lavages le nitrate d'argent resté libre comme on le fait dans la fabrication des emulsions au gélatino-bromure d'argent.

La réaction sur laquelle est basée notre méthode est toute différente. Elle comprend deux temps principaux : *a*) dans le premier temps, il se produit, sous l'influence du nitrate d'argent agissant à chaud pendant 6 à 7 jours, un état moléculaire especial de la charpente neurofibrillaire qui donne à celle-ci une vive affinité pour l'argent colloïdal; *b*) dans le second, nous transformons par un phenol et sans adjonction d'alcalis (abstraction faite des substances alcalines contenues naturellement dans les tissus) le nitrate d'argent libre en argent colloïdal qui se dépose à l'état naissant sur les neurofibrilles. En un mot, le principe de notre méthode est exactement le même que celui des procédés de Bielschowsky et de Lugaro, procédés dans lequels on provoque également dans les neurofibrilles un état particulier qui leur permet de fixer l'argent colloïdal.

Ce qui démontre bien que tel est le principe de la méthode c'est que: 1° Lorsqu'on lave les pièces avant la réduction, l'argent libre ayant été ainsi éliminé, il n'y a point d'imprégnation; 2° A l'ultramicroscope, la substance qui est fixée dans les cellules et les fibres nerveuses (et liberée par des procedés speciaux) presente tous les caractères de l'argent colloïdal; 3° Les électrolytes troublent la réaction et déterminent des précipités microscopiques peu ou point électifs ; 4° Notre méthode de réduction (solution simple d'un phénol), ne peut développer les plaques photographiques, ni noircir les chlorures, bromures, iodures et albuminates d'argent de la méthode de Simarro; 5° Les développateurs photographiques (*verb. grat.* la formule alcaline de Simarro) utilisés dans cette dernière méthode empêchent tout à fait, ou affaiblissent considérablement, la réaction dans notre procédé. Au début, nous avons essayé parfois les bains réducteurs faiblement alcalins, mais nous en avons complètement abandonné l'usage en raison de leurs inconvenients.

Par conséquent, tous ceux qui appellent *méthode photographique* notre procédé où l'on n'utilise ni l'action de la lumière ni aucun des liquides

usités en photographie, se servent d'une expression incorrecte. Car enfin, depuis quand l'acide pyrogallique pur ou associé au formol est-il apte à développer la plaque photographique?

L'erreur de Mr. Apathy n'est pas moindre de prétendre que notre pratique de la réduction en masse n'est qu'une modification inutile de la méthode de Simarro. C'est tout juste une opération très importante. Sans cette opération, absolument essentielle, on n'obtient point d'imprégnation élective et régulière des neurones, cylindres-axes et terminaisons nerveuses. Faisons remarquer à ce propos, que toutes nos tentatives pour imprégner les neurofibrilles sur coupes ont complètement échoué. Et pourtant nous avons tout fait pour que notre méthode fut dotée de cet avantage, comme le sont les procédés de Bielschowsky et de Lugaro; nous avons nitraté les pièces tout d'abord, puis, avant de réduire les coupes qui en provenaient, nous les avons maintenues à l'étuve à 35° pendant quelques jours, dans une solution de nitrate d'argent afin de leur restituer la quantité d'argent perdue pendant l'inclusion et la section: tout cela inutilement.

Ce que l'on colore lorsque on soumet à la lumière et au développement photographique d'après la méthode de Simarro, les coupes provenant de pièces chlorurées ou normales ce ne sont pas les neurofibrilles, mais les étranglements de Ranvier, les stries de Frommann, les disques de soudure et le début des collatérales dans la moelle épinière; tout cela, nous l'avons dit maintes fois, ne se colore pas par notre méthode, pas plus que par les autres procédés fondés sur la réaction de l'argent colloïdal. D'ailleurs, cette constatation a été déjà faite par Simarro.

Il faut vraiment être égaré par la passion pour nous accuser, comme le fait si injustement Mr. Apathy, d'avoir pris à Bielschowsky la fixation préalable qui n'existe pas dans le procédé de Simarro. Si Apathy se fut donné la peine de consulter nos travaux antérieurs à 1903 il y aurait appris qu'en 1901 (1), deux ans avant la publication de la méthode de Bielschowsky, nous *avions l'habitude d'employer le formol pour fixer les pièces de tissu nerveux destinées à montrer les fibres et les cellules nerveuses après imprégnation au nitrate d'argent alcalin et réduction par les phenols*. Il y aurait vu, que nous employions cette fixation dans rien moins que trois techniques à base de nitrate d'argent ammoniacal; il devrait aussi savoir enfin, que la fixation préalable des tissus par le formol, avant l'imprégnation argentique, fut initiée par Fajerstajn (2) bien avant Bielschowsky par conséquent.

En réalité, voici comment les choses se sont passées. Bien avant de

(1) *Cajal:* Pequeñas comunicaciones técnicas. *Rev. trim. micrógr.*, T. V, 1900-1901.
(2) *Fajerstajn: Neurologisches Centralblatt*, 1901.

connaître le procédé de Bielschowsky, nous avions essayé la fixation préalable par l'alcool saturé de nitrate d'argent. Ayant obtenu ainsi quelques succés dans l'imprégnation des cylindres-axes, nous essayâmes l'alcool pur, puis l'alcool ammoniacal qui nous fut inspiré par la méthode de Bethe. Quant au formol, qui fut aussi au debut l'objet de divers essais, il ne nous donna que des résultats médiocres (1).

Apathy a donc une bien piètre opinion de notre initiative pour ne pas admettre que nos ayons pu avoir l'idée d'appliquer au nouveau procédé des fixateurs couramment usités en histologie, et déjà employés par nous même deux ans avant Bielschowsky dans plusieurs méthodes d'imprégnation à l'argent et à l'or.

C'est encore une erreur lamentable de Mr. Apathy cette affirmation, savoir : que les deux méthodes donnent les mêmes resultats : «avec les deux méthodes, on obtient des bonnes et de mauvaises préparations».

Cette assertion prouve qu'Apathy n'a pa voulu se donner la peine d'essayer la méthode de Simarro et qu'il ne connait à peine pratiquement notre procédé dont par ailleurs il semble n'avoir vu aucune bonne préparation. S'il eut étudié comparativement les deux techniques, il aurait appris que le procédé photographique de Simarro (empoisonnement des animaux par les iodures ou les bromures, nitrate d'argent, inclusion, exposition des coupes à la lumière, développement photographique, etc.) n'imprégne bien, et encore de façon inconstante, que les neurofibrilles de certains types cellulaires de la moelle ou du bulbe; qu'il est complètement inéfficace dans les autres organes nerveux et au surplus ne peut en aucune façon révéler les terminaisons nerveuses et les plexus délicats de la substance grise. Et cela est si vrai, que ni Michotte, l'un des rares savants qui aient réussi avec la méthode de notre excellent ami Simarro, ni celui-ci, dont les préparations et les opinions nous sont connues, ni nous même qui avons beaucoup travaillé à l'aide du procédé photographique, ne sommes jamais arrivé à imprégner une seule neurofibrille dans le cervelet, le cerveau, les ganglions nerveux, la rétine, les nerfs, les terminaisons centrales et périphériques, les centres nerveux embryonnaires, etc., et cela, bien que nous ayons suivi rigureusement les prescriptions de la technique du savant espagnol. Ce sont là des imperfections inhérentes à toutes les méthodes au debut. En les signalant ici, notre intention n'est aucunement de rabaisser les mérites du psychiâtre de Madrid, à qui per-

(1) C'est seulement après de nombreuses tentatives que nous avons obtenu une excellente formule de fixation au formol qui donne des imprégnations constantes des plexus péricellulaires. Voyez : *Cinquième formule* dans : Quelques formules de fixation destinées à la méthode du nitrate d'argent. *Trab. du Labor. de Recherches biologiques*. Fasc. IV, 1907.

sonne ne s'avisera de disputer la gloire d'avoir ouvert la voie aux procédés plus constants et plus parfaits de Bielschowsky, Lugaro et nous même.

Comme la plupart de méthodes, la nôtre est un composé de moyens techniques et d'opérations coordonnées en vue d'un but particulier. Il ne peut y avoir d'originalité dans ses éléments mais dans leur combinaison et dans leur but. La fixation préalable est du domaine public et c'est à tout le monde que nous l'avons empruntée; l'immersion des pièces dans le nitrate d'argent, est aussi la pratique d'un grand nombre, de Tourneaux, de Ranvier, de Golgi, de nous même (1), qui l'avions utilisée il y a déjà longtemps dans les centres nerveux; la réduction par un phenol nous a été inspirée sans conteste par le procedé de Simarro, dont nous avons remplacé le révélateur alcalin desavantageux pour nous, par un révélateur neutre usité déjà en 1900 par Mosse (2) (solution d'acide pyrogallique pur pour le noircissemment des coupes imbibées *d'argentamine*); enfin le traitement sur pièces en masse est imité de la méthode de Golgi, etc. La seule chose véritablement originale, du moins que nous sachions, c'est le fait essentiel de la méthode, savoir: l'action du nitrate d'argent à chaud sur les tissus pendant un certain temps pour rendre les neurofibrilles aptes à attirer l'argent colloïdal.

On nous objectera peut-être la pratique de Simarro, qui se servit quelquefois de l'ètuve dans son procédé de bromuration chez l'animal vivant. Mais Simarro ne considéra jamais l'emploi de l'étuve comme nécessaire (3), il ne détermina pas davantage la durée utile de l'action du nitrate d'argent chaud; enfin, il ne semble pas avoir soupçonné le changement moléculaire singulier que la temperature du bain d'argent produit dans les neurofibrilles.

Est-ce que, d'après Apathy, ni l'originalité du principe, ni la manière neuve de coordonner et combiner les éléments techniques appartenant à d'autres méthodes, ne suffisent point à donner une individualité propre à notre procédé d'imprégnation argentique? Quelles sont, alors les méthodes originales? Pourquoi donc designe-t-on sous le nom de méthode de Löwit, de méthode de Cohnheim, de méthode de Ranvier, de Henocque,

(1) *Cajal:* Observaciones microscópicas sobre las terminaciones nerviosas, etc. Zaragoza, 1881. Véase también: Nota sobre la estructura de los tubos nerviosos del lóbulo cerebral eléctrico del torpedo. *Rev. trim. de Histol. normal y patológica*, N° 2, 1888.

(2) *Max Mosse: Deutsch. med. Wochenschr.*, 1900, N° 28. Ueber Silberimpregnation der Nervenzellen und Markscheiden. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, Bd. LIX, 1902.

(3) Simarro affirme, par exemple, d'avoir obtenu de bons résultats dans les pièces inmergées depuis 16 heures à 10 jours en nitrate d'argent à la temperature ordinaire.

de Golgi, de Ruffini, etc., les petites modifications que la technique du chlorure d'or a subi de la part de ces savants?

Pourquoi M. Apathy clame-t-il avec tant de jactance: *meine Nachvergoldungsmethode*, *meine Vorvergoldungsmethode*, etc., lorsque ces procédés, denués de toute originalité de principe et de forme, ne sont que des simples combinaisons, avec quelques changements insignifiants, des méthodes classiques d'imprégnation à l'or de Cohnheim et de Löwit? (1).

Si la coordination convenable d'opérations techniques, plus ou moins connues, dans un but déterminé, ne donne point l'individualité à un procédé, pourquoi disons nous tous la *méthode de Bielschowsky*, alors que dans ce procédé les opérations essentielles, telles que la fixation par le formol, la congélation des pièces à débiter en coupes, l'emploi du nitrate d'argent alcalin, la réduction par le formol alcalin, etc., sont semblables à celles du procedé de Fajerstajn? (2).

Du reste, si nous voulions tirer de l'oubli certains documents et nous parer de merites, d'ailleurs très modestes, nous pourrions peut être revendiquer la priorité de l'emploi du nitrate d'argent ammoniacal, base de la technique de Fajerstajn et de Bielschowsky dans le but d'obtenir des imprégnations du tissu nerveux. Nous avions en effet utilisé ce réactif, avec quelques variantes, déjà en 1881, pour imprégner (imprégnation positive) en brun les cylindres-axes et terminaisons nerveuses périphériques. Nous nous servions aussi à cette époque du chlorure d'or pour renforcer les imprégnations trop faibles données par l'argent ammoniacal, comme le font aujourd'hui couramment Bielschowsky, Held, Sand et d'autres (3).

Selon nous, et tout le monde sera de notre avis — croyons nous, — la valeur d'une méthode de recherches histologiques ne se mesure pas au degré de modification que l'on introduit dans des formules déjà connues, mais au nombre et à l'importance de ses résultats, à la facilité qu'elle donne de scruter les tissus et de faire de découvertes. A cet égard, tout

(1) L'absence de memoire d'Apathy est tout à fait surprenante. En voici un exemple: Dans la description qu'il donne de ses méthodes dans son travail de 1897 il ne mentionne pas une fois, ni Gerlach, ni Löwit, ni Cohnheim, les véritables créateurs de la méthode du chlorure d'or. C'est trop pour un auteur si exigeant à l'égard des négligences bibliographiques des autres.

(2) *Fajerstajn:* Ein neues Silberimpregnation Verfahren als Mittel zur Färbung des Achsencylinders. *Neurol. Centralb.*, 1901.

(3) *Cajal:* Observaciones microscópicas sobre las terminaciones nerviosas en los músculos estriados, etc. Zaragoza, 1881. En realité, c'est Hoyer qui le premier se servit en 1876 du nitrate d'argent ammoniacal pour imprégner le ciment interépithélial. Mais nous croyons avoir été le premier à l'apliquer à l'étude du système nerveux.

homme que la passion n'égare point, ne peut refuser certaine importance et une véritable individualité à la méthode du nitrate d'argent réduit. En nos mains, comme en celles de Tello, van Gehuchten, Marinesco, Nageotte, Michotte, Dogiel, Held, Athias, Besta, Lugaro, Guido Sala, Perroncito, Lenhossék, Retzius, Botezat, et tant d'autres encore, elle a été un instrument docile qui a permis de recueillir nombre de notions positives sur la structure du neurone, la morphologie des cellules des ganglions, les terminaisons nerveuses périphériques et centrales, les stades de la neurogénèse des centres, les processus de régénération dans les nerfs, etcetera.

Quelques paroles encore avant de terminer ce long et fastidieux article. Dans son enthousiasme dithyrambique, Apathy nous annonce en diverses passages de sa critique une nouvelle méthode impeccable, pour la coloration des neurofibrilles: «cette méthode est plus nouvelle, infiniment, que la méthode du Dr. Cajal, et elle est de moi».

Nous ne doutons pas un instant ni de la grande nouveauté ni de l'originalité de cette nouvelle méthode, car nous tenons Mr. Apathy pour un zoologiste appréciable et un technicien des plus distingués. Mais, d'après ses propres paroles «on peut considérer cette méthode comme une modification de mon procédé de la *Nachvergoldung*» on peut deduire que cette méthode nouvelle ne doit pas etre très originale, puisque les méthodes à l'or d'Apathy (1897) ne sont elles mêmes qu'une modification légère de la méthode de Cohnheim connue depuis 40 ans. Par ces mots, nous ne prétendons nullement nier qu'une modification même petite des opérations d'une méthode connue ne puisse pas donner des résultats inespérés de la plus haute importance. Nous tenons seulement à faire remarquer les drôles inconséquences dans lesquelles tombe souvent un auteur si préoccupé de rechercher les inconséquences des autres. Peut-être maintenant, à l'aide de cette méthode merveilleuse nous pourrons surprendre *de visu* le treillis intercellulaire délicat, cet *Elementargitterwerk* révé par le zoologue hongrois. S'il en etait ainsi, après avoir félicité chaudement ce savant de sa découverte, nous deviendrons sur le champ des panégyristes enthousiastes de la doctrine de la continuité. Mais ¡helas! nous craignons que tout ceci ne soit qu'une nouvelle fantaisie de notre auteur. ¡L'imagination du zoologue de Klausenberg est tellement fertile et inquiète!

Qu'on le sache bien, nous ne faisons pas un mince cas de l'esprit inventif et des initiatives heureuses de Mr. Apathy. Mais en thèse générale, nous nous méfions des techniques nouvelles qui, comme par hasard et fort à propos, viennent confirmer les idées préconçues d'un savant. Au surplus..... Pourquoi ne pas le dire? le dernier travail de Mr. Apathy en

nous révélant des côtés ignorés de sa mentalité, a détruit en nous bien des illusions et bien des espérances. Et maintes fois, par une inévitable association d'idées, il nous a rappelé cette phrase spirituelle d'un écrivain à propos du chimiste Courtois : «On ne sait, si c'est Courtois qui a découvert l'iode ou si c'est l'iode qui a découvert Courtois».

Madrid le 20 Mars 1908.

SUR UNE NOUVELLE MÉTHODE DE LOCALISATION PHYSIOLOGIQUE

DANS LES CENTRES NERVEUX

PAR

A. PÍ SUÑER

En suivant les expériences d'Adducco, qui produisait la paralyse bulbaire avec des pomades à la cocaïne, et, aussi, les résultats de nos expériences, publiées il y a déjà quelque temps (1), et par lesquelles nous sommes arrivés à la conclusion que les solutions de cocaïne, injectées dans la cavité rachidienne, peuvent atteindre les centres bulbaires et être la cause de phénomènes très graves, nous sommes arrivés à une méthode de localisation nerveuse qui nous a fourni des résultats très intéressants.

Cette méthode est semblable, d'autre part, aux procédés des injections caustiques interstitielles de Beaunis (2) et Fournié (3); procédés déjà anciens, qui sont restés sans suite par la nature des liquides injectés, dont on ne pourrait pas préciser suffisamment le lieu et le degré de leur action.

Les conditions fondamentales de notre méthode sont les mêmes de nos travaux précedents : l'action paralysante de la cocaïne et les propriétés colorantes des solutions employées dans ces expériences.

Nous avons rappelé dans ces travaux antérieurs l'action générale paralysante de la cocaïne, et nous avons alors proposé la méthode qui maintenant nos occupe. On sait que la cocaïne est un toxique cellulaire général (Hepburn, Bignon, Vulpian, etc.), exerçant une action très marquée

(1) *Pi y Suñer y Raventós:* Peligros inmediatos de la inyección analgesiante intrarraquídea. *Rev. ibero-americana de Ciencias Médicas*. Madrid, tomo VII, p. 419, 1901.
— *Pi y Suñer:* Utilité et danger des injections intrarachidiennes de cocaïne en Medecine et Chirurgie. *Rapport oficiel au XIVe Congrès international de Medecine.* Madrid, 1903. *Therapeutique*, pág. 95.

(2) *Beaunis:* Des injections interstitielles et de leur emploi en physiologie et en pathologie experimentales. *Note à l'Academie de Medecine*. Paris, 17 mai 1868.

(3) *Fournié:* Recherches expérimentales sur le fonctionnement du cerveau. Paris, 1873.

sur les éléments nerveux. La cocaïne produit la *supression physiologique* temporale des régions nerveuses atteintes; les nerfs, de même que les centres nerveux, sont également sensibles à l'action de la cocaïne. L'effet constant de la cocaïne est *le défaut d'action* des éléments nerveux affectés. Si donc, on peut localiser avec précision le lieu d'action de la cocaïne, on pourra aisément déterminer des points, dont la faute d'action sera la cause des phénomènes physiologiques observés. Cette méthode est équiparable à l'observation clinique : on fait une *lésion chimique*, laquelle determine des altérations fonctionelles (symptomes) et qui est reconnue par l'autopsie. On rapporte alors les symptomes à la lésion; les altérations fonctionelles à la *suppression physiologique* du point affecté.

Por une étude préalable, suffisamment détaillée des relations topographiqes des centres nerveux, on pourra déterminer fixement les points où l'action de la cocaïne produit certains phénomènes et déterminer à volonté des altérations fonctionelles prévues d'avance.

Il faut employer des solutions de cocaïne visqueuses très épaisses, et qui se solidifient rapidement dans le point atteint, pour empêcher leur diffusion. Il faut aussi employer la quantité justement nécessaire pour que l'action du toxique soit suffisante (la quantité de solution injectée étant toujours très petite), et d'autre part, pas trop considérable, afin qu'elle puisse être ainsi totalement fixée par les éléments nerveux directement affectés. De cette façon on écartera la difusion jusqu'aux éléments voisins et on arrivera à produire des phénomènes focaux exactement concrets.

Nous employons le colodion épais. Cette substance reste sur place dans le point injecté et elle se solidifie presque instantanement dans le milieu aqueux des centres nerveux. Comme la quantité qu'on doit injecter est si petite qu'on pourrait trouver de difficultés pour la rencontrer dans la autopsie et comme en outre nous avons déjà démontré (1) que le coéficient de difusion de la cocaïne dans les centres nerveux est égal à celui du bleu de méthylène et matières colorantes analogues, nous ajoutons à la solution de cocaïne un peu de matière colorante. On réussit ainsi à mieux préciser le point d'action de la substance active. En général il faut employer les verts ou les bleus, couleurs qui ont sur les rouges ou les bruns l'avantage qu'ils ne peuvent pas être confondus avec le sang, surtout dans les cerveaux durcis dans le formol.

Nous avons essayé les solutions colorées au bleu de méthylène déjà employées dans nos premiers travaux; mais ce colorant, quand il est injecté interstitiellement, est rapidement décoloré par l'action réductrice

(1) *Loc. cit.*

des centres nerveux vivants. A présent nous nous servons du vert de malachite, couleur très stable et qui a un fort pouvoir tinctorial.

La formule qui nous a donné les meilleurs résultats, après de nombreux essais, est :

Alcool à 90°	80 grams.
Ether sulfurique	80 —
Fulmicoton	5 —
Vert de malachite	0,25 —

On ajoute à 1 cen. cub. de cette solution au même moment de l'injection (parce que la cocaïne est décomposée par le collodion, s'ils restent longtemps ensemble), un volume égal de la solution alcoolique de clorhidrate de cocaïne à 1 pour 5.

On injecte cette solution avec une seringue de Lang ou de Barthelemy pour injections de huile grise, de façon qu'on puisse mésurer exactement (pendant l'opération) le nombre de gouttes déposées dans les centres nerveux. Une ou deux gouttes suffisent pour produire des phénomènes caractéristiques et tout à fait localisés. Nous employons, pour connaître exactement la profondeur des régions à atteindre et, partant, pour pouvoir faire l'étude de la topographie des noyaux centraux du cerveau, des aiguilles dans lesquelles on peut limiter la longueur de pénétration, moyennant une pièce à glissement dur. Ces aiguilles ont été construites expressement pour nous par la maison Cabré de Barcelone.

L'autopsie de l'animal et la reconnaissance par coupes sériées des cerveaux durcis dans l'aldehyde formique, en solution alcoolique au 10 pour 100, nous montre le lieu d'action de la cocaïne, lequel est marqué par un petit dêpot de colodion vert foncé.

Dans un mémoire circonstancié qui paraîtra prochainement dans le journal de Physiologie et Pathologie générale, nous publierons les photografies de ces coupes de cerveau.

Jusqu'au présent, comme première et très grossière classification des résultats obtenus, nous pouvons diviser le cerveau en trois grandes régions : antérieure, moyenne et postérieure.

La prémière et la troisième paraissent peu sensibles à l'action de la cocaïne; les injections interstitielles faites dans les cerveaux antérieur et postérieur des chiens, ne produisent pas de résultats apréciables. La région moyenne du cerveau est, par contre, extraordinairement sensible à ces injections, qui sont toujours la cause d'altérations très violentes de l'appareil locomoteur : incoordination des mouvements, paralysies, contractures, etc. Les symptomes diffèrent, selon le point d'action de la cocaïne. On pouvait prévoir ces résulttats en ayant connaissance de l'ana-

tomie du cerveau, les localisations sensitivo-motrices dans l'écorce moyenne, les trajets des fibres correspondantes, et les fonctions supposées des noyaux profonds.

Les injections dans les hémisphères du cervelet et les pédoncules cérébélleux supérieurs, produisent les phénomènes rotatoires et de déséquilibration bien connus, qui suivent aux lésions cérébélleuses. Quand ces injections atteignent les centres respiratoires bulbaires la respiration est inmédiatement arretée et l'animal succombe à l'asphixie. On voit, donc, que les phénomènes physiologiques sont en rapport immédiat avec le point d'action de la cocaïne, et que les effets de celle-ci se trouvant parfaitement localisés, on peut arriver à la localisation topographique, et physiologique du cerveau, dans des régions jusqu'a présent inexplorées. C'est ce travail de détermination anatomo-physiologique qui nous occupe maintenant à mon élève Mr. Gonzalez et à moi, et qui sera l'objet du mémoire déjà annoncé.

SUR LA FORMATION DE CELLULES À BÂTONNET (STÄBCHENZELLEN)

ET D'AUTRES ÉLÉMENTS SIMILAIRES DANS LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL

PAR

NICOLAS ACHÚCARRO

Nissl (1) a signalé le premier la présence dans le système nerveux central atteint de plusieurs processus pathologiques et surtout dans l'écorce cérébrale des paralytiques, de cellules non nerveuses à forme très allongée et dont les noyaux de certaines d'entre elles ont été comparés par cet auteur à un bâtonnet. Le nom de Stäbchenzellen a servi, plus tard, pour désigner n'importe quels éléments du groupe, lequel a constitué ainsi une espèce cellulaire définie.

Il s'agit de cellules extrêmement allongées pourvues d'un noyau mince en forme de bâtonnet et dont le protoplasma n'est pas très évident, ou bien il se dispose en forme d'un filament aux deux pôles du noyau.

Parmi les cellules en bâtonnet, il se trouve très fréquemment des divergences importantes de cette forme typique de noyau. Ainsi l'on voit des formes dans lesquelles les pôles du noyau sont renflés en massue; d'autres fois les noyaux sont plutôt fusiformes, d'autres formes sont plus ou moins ondulées, il y a des noyaux contournés en forme de U ou de S, quelques fois encore, ils naissent des bourgeons latéraux, des noyaux; enfin, la variété de forme est très grande et les cellules appartenant sûrement au groupe des cellules à bâtonnet, mais qui ont un noyau ovalaire et presque rond, ne sont pas rares non plus. Mais toujours la caractéristique des noyaux est la tendance à des formes allongées, dont les noyaux typiques en bâtonnet constituent l'expression extrême.

Par rapport à la structure et à la colorabilité, le noyaux contient d'ordinaire, un deux ou trois corpuscules nucléaires et il prend faiblement les couleurs basiques. Il y a pourtant d'autres noyau plus foncés, ce sont surtout les plus minces.

(1) *Nissl*: Ueber einige Beziehungen zwischen Nervenzellenerkrankungen und gliösen Erscheinungen bei verschiedenen Psychosen (*Arch. für Psychiatrie*, 1899. Bd. 32).

Le protoplasma de ces cellules contient parfois des granis de pigment, et quand il est bien visible dans des cellules modifiées dans le sens de la sclérose, ont voit maintes fois se détacher des branches principales quelques ramifications secondaires.

Ces cellules présentent, en outre, un caractère bien frappant et c'est leur orientation dans l'écorce. Surtout dans les couches superficielles elles sont disposées de façon que leur axe longitudinal se trouve être perpendiculaire à la surface corticale et par cela en direction parallèle aux vaisseaux pénétrant dans l'écorce.

Les cellules à bâtonnet que l'on trouve en plein tissu, ne montrent pas de phénomènes de prolifération de façon à ne jamais trouver dans des Stäbchenzellen typiques des figures de mitose.

Par contre, ce n'est pas extrêmement rare de trouver des noyaux dans lesquels évolue un processus de excision en plusieurs segments, de façon à offrir un aspect semblable aux noyaux des leucocytes polymorphonucléaires.

Nissl, en découvrant ces cellules dans l'écorce des paralytiques, soupçonna d'abord, qu'il s'agissait d'éléments spécifiques pour ce processus, mais lui même et Alzheimer trouvèrent bientôt de telles cellules dans d'autres processus pathologiques, ainsi que dans des animaux lésionés experimentalement. Mais si au sujet de la spécificité des cellules à bâtonnet pour un processus déterminé il ne reste aucun doute il n'en est pas de même à l'égard de l'origine et de la nature de ces éléments. L'opinion première de Nissl était de ranger ces éléments entre les cellules de névroglie, mais plus tard, et coïncidant en cela avec Alzheimer il a été porté à admettre plutôt la nature mésodermale de ces cellules à bâtonnet.

Les faits qui plaident le plus en faveur de cette façon de voir sont: la ressemblance entre les cellules à bâtonnet et les cellules adventitielles des vaisseaux, la présence des cellules à bâtonnet dans les processus qui montrent une grande prolifération des cellules adventitielles, un certain parallélisme entre les variations des cellules adventitielles et celles des cellules à bâtonnet; ainsi lorsque les premières ont des noyaux qui ne sont pas très allongés, les noyaux des cellules à bâtonnet sont aussi plus courts. A côté de ces arguments indirects, Alzheimer (1) a décrit et figuré certains rapports entre les cellules à bâtonnet et la gaîne adventitielle des vaisseaux, rapports qui sont très intéressants parce qu'ils montrent des cellules à bâtonnet dont un des bouts du protoplasme adhère à la gaîne adventitielle, tandis que l'autre bout semble se détacher du vais-

(1) *Alzheimer:* Histologische Studien zur Differentialdiagnose der progressiven Paralyse. (*Histol. u histopaht. Arbeiten, Erster Band*, 1904).

seau. Nissl ajoute le fait, que le noyaux des cellules à bâtonnet ne présente pas les formes progressives et régressives des cellules de névroglie.

Même le fait de trouver les cellules à bâtonnet orientées dans une direction parallèle aux vaisseaux corticaux, conduirait selon Nissl à songer à un rapport entre les deux éléments.

Alzheimer penche donc surtout pour la provenance des cellules adventitielles. Nissl considère les cellules à bâtonnet simplement comme de nature mésodermale et signale même la possibilité de leur provenance de la pie-mère dans certains cas.

Cerletti (1) propose un retour à la première opinion de Nissl, c'est-à-dire, à la provenance des cellules de névroglie. Son travail est surtout appuyé sur l'observation de certains rapports intimes entre les cellules satellites et les cellules pyramidales de l'ècorce. Il signale aussi un certain parallélisme entre la nature du processus pathologique que subissent les cellules nerveuses et la formation des cellules à bâtonnet. La *Chronische Erkrankung* des cellules nerveuses serait l'affection la plus apte à produire des cellules à bâtonnet parmi les cellules névrogliques satellites. C'est par adaptation des cellules névrogliques environnantes aux cellules nerveuses pyramidales et surtout aux prolongements protoplasmiques apicaux, que Cerletti explique la production des cellules à bâtonnet.

Voila, brièvement esquissés, les faits et les hypotèses précédents.

Nous avons été engagés à étudier la question des cellules à bâtonnet, au cours de nos recherches experimentales sur l'histologie pathologique de la rage dont l'exposé plus complet sera le but d'un autre travail.

L'on sait que, au cours du procesus rabique, lequel est manifestement de nature inflammatoire, et dont la distribntion est très difuse dans le système nerveux, l'on trouve une prolifération abondante des cellules de névroglie. En même temps, les phénomènes prolifératifs et exsudatifs des vaisseaux, montrent une grande intensité, de telle façon que la prolifération parallèle des éléments mésodermiques et ectodermiques fait surgir de graves difficultés lorsqu'il s'agit de décider sur la nature des éléments peu différencies morphologiquement trouvés en plein tissu.

On trouve, par-ci par là, au système nerveux central, des cellules à forme allongée et rappelant parfois avec une grande précision les cellules à bâtonnet décrites par Nissl et Alzheimer; mais il y a une région, la corne d'Ammon, laquelle, au moins dans le lapin rabique, présente un tel nombre d'éléments allongés dont beaucoup identiques aux cellules à bâtonnet et dont les autres en diffèrent amplement, mais non essentiel-

(1) *Cerletti:* Sopra alcuni rapporti tra le cellule a bastoncello (Stäbchenzellen) egli elementi nervosi nella paralisi progressiva. (*Riv. sperim. di freniatria*, vol. XXXI, 1905).

lement, qu'une recherche sur les conditions de production de ces éléments, semble s'imposer. Cette recherche s'impose d'autant plus que ce n'est pas indifféremment dans toutes les couches de la formation ammonique que ces cellules se trouvent, mais qu'au contraire elles se localisent exquisement dans une couche déterminée toujours la même, le stratum radiatum.

Comme l'on sait, et pour nous servir de la description clasique de Cajal. «La corne d'Ammon est une circonvolution cérébrale amincie et simplifiée dont le bord libre apparaît contourné et enveloppé d'une partie d'une circonvolution plus simple encore, appelée fascia dentata ou corps godronné.

Bien que la fascia dentata soit fortement atteinte par le processus rabique, elle ne l'est jamais autant que la circonvolution ammonique et surtout elle ne montre pas une grande production de cellules allongées et nous la négligerons maintenant n'ayant pas d'intérêt pour notre recherche.

La corne d'Ammon, suivant toujours la division de Cajal, renferme sept couches disposées comme suit, en partant de la cavité ventriculaire: 1° Couche épendimaire; 2° Alveus ou substance blanche; 3° Stratum oriens ou zône pléxiforme inférieure; 4° Couche des pyramides ammoniques; 5° Stratum radiatum, ou zône pléxiforme intermédiaire; 6° Couche des fibres horizontales (stratum lacunosum); 7° Couche moléculaire ou pléxiforme superficielle. Cette énumération, comme l'on voit, est faite en partant du ventricule, c'est-à dire, à l'envers de ce que l'on fait avec d'autres circonvolutions cérébrales, à cause de ce que la corne d'Ammon n'a pas comme les autres parties de l'écorce de surface libre, la couche moléculare étant adhérée à celle de la fascia dentata. Il est important de ne pas oublier que l'alveus correspond à la substance blanche gisant immédiatement sous l'écorce typique, que le stratum oriens représente la couche des corpuscules polymorphes et que la couche des pyramides renferme les zônes des grandes et des petites pyramides d'une écorce cérébrale typique.

Dans la fig. 8 (schématique) tirée des préparations traitées par la méthode de Nissl l'on peut se rendre compte suffisamment de la stratification de ces couches en partant de l'épithélium ventriculaire. Comme nous l'avons déjà indiqué, la localisation préférente et presque exclusive des cellules allongées dans le processus rabique, chez le lapin, se fait dans le stratum radiatum.

En outre d'éléments cellulaires peu abondants, la structure essentielle de cette couche et celle qui lui confère son nom est constituée par les prolongements protoplasmiques apicaux des cellules pyramidales.

C'est donc la couche des pyramides et le stratum radiatum qui exigent pour nous quelques détails descriptifs. Les pyramides de la corne d'Ammon diffèrent morphologiquement des pyramides de l'écorce typique et réellement elles ne méritent point, au moins le plus grand nombre d'entre elles, le nom de pyramides qui leur est donné par généralisation de la dénomination des éléments correspondants de l'écorce typique. Leur corps est plutôt ovoïde ou fusiforme, mais leur rapport réciproque est encore plus intéressant pour nous que leur morphologie individuelle. La couche des pyramides ammoniques, dans le lapin, colorée par la méthode de Nissl, se présente formée de trois ou quatre assises de noyaux très semblables les uns aux autres, avec très peu de substances protoplasmiques autour d'eux mêmes et si serrés les uns auprès des autres qu'il est absolument nécessaire d'obtenir des coupes très-fines pour pouvoir les étudier en détail Sans cela et avec des coupes de plus de 10 μ on est certain de trouver la couche des pyramides comme un tas d'éléments difficiles à différentier les uns des autres. La fig. 1 montre la couche des pyramides d'un lapin normal. Il faut signaler que cette description et la fig. 1, correspondent à la partie centrale et plus étendue de la corne d'Ammon, car d'un côté et de l'autre, vers le subiculum et vers le hyle de la fascia dentata, les pyramides se trouvent plus séparées les unes des autres et ont une substance intercellulaire plus abondante. Elles ont aussi des caractères morphologiques individuels qui diffèrent un peu de ceux que nous avons exposé, mais que nous négligerons maintenant, car c'est cette partie centrale, d'ailleurs la plus considérable de la couche pyramidale ammonique, qui, nous intéresse exclusivement. A la fig. 1 l'ont voit quelques éléments névrogliques semés par-ci et par là dans la couche pyramidale; ils sont toujours peu nombreux dans le tissu normal mais ils acquièrent dans des conditions pathologiques une grande importance. On voit aussi à la fig. 1 l'origine des prolongements protoplasmiques apicaux des pyramides. Ces prolongements ne sont que faiblement colorés par la méthode de Nissl

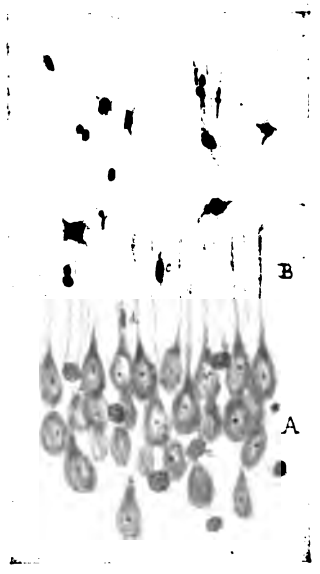


Fig. 1. — Couche des pyramides et stratum radiatum de la corne d'Ammon du lapin normal. A, pyramides ; B, stratum radiatum.

mais toujours suffisament pour donner une idée de leur direction strictement perpendiculaire à la couche des pyramides, et, par cela, constituant un grillage à barreaux parallèles, qui a fait donner le nom de stratum radiatum à la couche histologique formée par cet ensemble. C'est ici, que se développent au cours du processus rabique et dans d'autres processus pathologiques, ces cellules interstitielles allongées, dont beaucoup rentrent dans les caractères des Stäbchenzellen. Il faut remarquer, que même à l'état normal, et parmi les éléments névrogliques de cette région, il y en a quelques uns dont le noyau est légèrement allongé dans une direction et dont le protoplasma, toujours peu abondant, est disposé, aussi, aux deux pôles du noyau et suivant la direction des prolongements nerveux. Suivant ces caractères à peine esquissés à l'etat normal, se développent en très grand nombre les cellules à bâtonnet dans le processus rabique.

Fig. 2. — Couche des pyramides et Stratum radiatum de la corne d'Ammon du lapin rabique. A, couche des pyramides très atteinte par le processus; B, Stratum radiatum avec cellules allongées et Stäbchenzellen.

Nos observations ont été faites surtout chez des lapins infectés par inoculation subdurale avec du virus fixe et bien que des éléments à bâtonnet puissent se trouver dans des animaux tués au cinquieme ou au sixième jour après l'infection, c'est surtout chez les lapins qui ont succombé à cause de la maladie (s'agissant de virus fixe, c'est au dixième ou au onzième jour) qu'ils se trouvent au plus grand nombre et c'est sur des préparations faites sur de tels cerveaux que nous puiserons les éléments de notre description. (fig. 2).

On trouve alors, et non pas trop rarement, des éléments qui coïncident absolument avec les éléments typiques décrits par Nissl et figurés très abondamment par Alzheimer. Le noyau très-allongé et très-mince, et dont les extrémités sont parfois renflées, est continué dans la direction longitudinale par des trainées protoplasmiques extrêmement minces, comme des aiguilles.

Comme l'on sait d'ailleurs, d'après les descriptions de Nissl et de Alzheimer, la longueur de ces prolongements peut être très-grande, arrivant jusqu'à traverser de l'écorce cérébrale la couche des pyramides dans toute sa largeur. Ici, à la corne d'Ammon, elles peuvent s'étendre dans toute l'extension de la couche du stratum radiatum. Mais, au moins dans la rage, ces éléments typiques en forme d'aiguille, ne constituent qu'un fai-

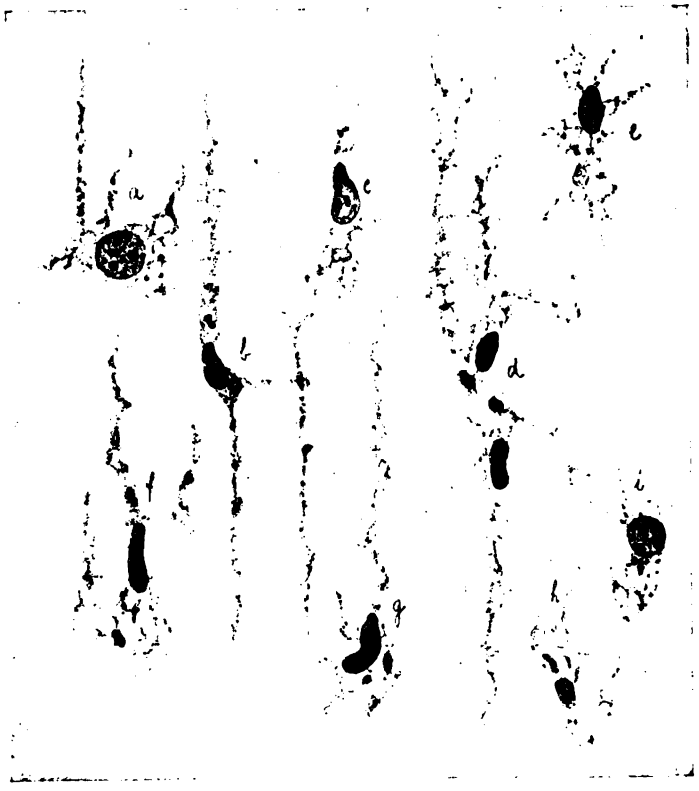


Fig. 3.— Cellules interstitielles à figure allongée du Stratum radiatum de la corne d'Ammon du lapin rabique. Bleu de toluidine.

ble nombre comparé à celui des autres éléments allongés qui en diffèrent amplement, mais non essentiellement tant que l'on est obligé de les considérer comme étant de la même nature. Comme nous l'avons déjà signalé, la prolifération névroglique et mésodermique est vraiement importante. On trouve, souvent, des cellules en division mitosique et directe. Mais non seulement à cause de la grande quantité de névroglie, que l'on peut considérer comme pathologique, mais à cause des caractères des cellules, la névroglie diffère notamment des conditions nor-

males. D'un côté les dimensions des noyaux que dans certains éléments sont beaucoup plus grands et plus clairs qu'à l'ordinaire, d'un autre côté la grande tendance de ces noyaux aux processus régressifs et progressifs, et surtout, l'abondance du protoplasma sont des caractères très tranchants du normal. En adoptant des moyens pour déceler les produits de désintégration du tissu nerveux, et surtout la graisse et le protagon, l'on trouve ces cellules allongées très fréquemment bourrées de ces produits dégénératifs (fig. 5).

Le protoplasma des cellules interstitielles allongées est très abondant et la forme qu'il adopte est très variée, mais un trait essentiel commun à presque tous les éléments est la tendance à l'extension dans une direction parallèle au sens des prolongements protoplasmiques des pyramides, prolongements qui constituent, comme nous l'avons vu plus haut, la structure fondamentale du stratum radiatum. En étudiant les différentes formes l'on peut arriver à trouver des figures de transition très délicates entre des éléments étoilés et des éléments à bâtonnet typiques. Dans les fig. 3 et 4 sont choisis des éléments qui doivent montrer de telles formes de transition. Si l'on prend les formes *e*, *i*, *c* et *h* (fig. 3), ce sont les plus semblables aux cellules du tissu normal (il faut toujours remarquer que même à l'état normal les cellules névrogliques montrent quoique peu esquissée la tendance à l'allongement). En *h* on trouve déjà la projection de deux prolongements parallèles en haut de la cellule, l'autre extrémité du protoplasme présente une ramification suivant une direction analogue.

En *a* le corps de la cellule est encore polygonale et le noyau tout-à-fait rond, mais les prolongements détachés dans le sens perpendiculaire à la direction de la couche des pyramides, ont acquis une importance toujours plus grande. Parmi les cellules qui conservent un noyau à forme sphérique mais qui, néanmoins, se sont développées très-abondamment par des prolongements parallèles aux dendrites des pyramides (1 et 2 fig. 4) le pôle supérieur (on doit remarquer que nous disons supérieur et inférieur, supposant les éléments pyramidaux, placés de telle façon que le corps soit en bas et le prolongement apical, et par cela, le stratum radiatum en haut) montre une complication très-grande. Quatre jusqu'à six bras sensiblement parallèles se détachent de ce pôle et peuvent être suivis dans une certaine extension, tandis que le pôle inférieur se termine ou bien par un prolongement simple ou par une forme non allongée. On verra après, que cette disposition a un certain rapport avec la position des cellules en hauteur, dans le stratum radiatum. D'autres cellules quoique montrant toujours un noyau sphérique présentent un corps cellulaire s'étirant (6, fig. 4) sans emettre des prolongements.

En tout cas, il semble que consécutivement à l'étirement du protoplasma se fasse l'allongement du noyau. Les formes *b*, *g*, *f*, *c* (fig. 3) et 5, 4 (fig. 4) montrent le commencement d'un tel mouvement lequel aboutit comme l'on sait, à des formations semblables à celles qui sont représentées dans la fig. 12. Même lorsque les cellules sont nettement allongées, c'est rare que leur protoplasma soit tout-à-fait simple, comme aux éléments *g* (fig. 3) *a*, *b* (fig. 12). Bien plus souvent l'un des prolongements

Fig. 4. — Cellules interstitielles probablement nevrogliques de la corne d'Ammon du lapin rabique. Stratum radiatum. Bleu de toluidine.

donne naissance à plusieurs ramifications et c'est très fréquent de voir se détacher perpendiculairement à l'axe du prolongement principal d'autres ramifications moins importantes qui donnent à leur tour naissance à des branches de direction parallèle à la principale. Nous avons dessiné en *b* (fig. 3) une forme de cette disposition. Le corps est légèrement recourbé au niveau du noyau et bientôt l'on voit surgir un prolongement perpendiculaire à la direction suivie par la cellule. Ce prolongement reprend bientôt la direction parallèle. Non moins intéressante se montre la disposition offerte par la cellule représentée en 5 (fig. 4). De la mince couche proto-

plasmique entourant le noyau se détachent bientôt deux fins prolongements lesquels acquièrent la direction parallèle à la branche principale après avoir réalisé des courbes assez symétriques dans les deux directions opposées.

A la cellule *d* (fig. 3) l'on trouve une division cellulaire, laquelle vient d'avoir lieu. Les noyaux très foncés sont non loin du plan de segmentation cellulaire et ils sont entourés d'un protoplasma assez abondant, lequel s'étire et s'effile des deux côtés et peut être suivi dans une extension très grande traversant tout le stratum radiatum. La cellule fille inférieure a deux puissants prolongements parallèles et de l'un d'eux se détache une ramification plus mince en angle droit devant reprendre la direction parallèle après avoir décrit une courbe en crosse.

A côté de ces cellules allongées des deux côtés du noyau, nous trouvons beaucoup d'autres éléments dans lesquels le noyau n'occupe pas le centre du protoplasme, lequel est allongé seulement d'un côté. Les éléments *a*, *f*, *g* (fig. 3) et 2, 4 (fig. 4) présentent cette disposition. Il s'agit alors de cellules situées tout près de la couche des pyramides, de telle façon que leur dévoloppement allongé se fait seulement du côté du stratum radiatum tandis que l'autre pôle situé vers la couche des pyramides est arrondi. Il y en a parmi ces cellules quelques-unes dont le prolongement dans le stratum radiatum est très étendu, constituant ainsi des demi-éléments à bâtonnet *g* (fig. 3).

La cellule 2 (fig. 4) dont le pôle supérieur se développe en formant cinq bras parallèles siège aussi dans les couches inférieures du stratum radiatum. De même, la cellule 4 (fig. 4) laquelle montre un corps cellulaire abondant et arrondi du côté des pyramides, tandis qu'elle envoie un prolongement vers la surface de la circonvolution ammonique; de l'autre côté du corps se détache aussi un prolongement qui devient bientôt parallèle. La cellule *f* (fig. 3), appartient à peu près au même type ainsi que l'élément 8 (fig. 4) dont le noyau se trouve en mitose.

Les cellules peu développées dans, le sens allongé et celles dont le protoplasma n'est pas très abondant ont une structure granuleuse. Le protoplasma finement granuleux montre par-ci par là, quelques grains plus considérables et colorés avec une nuance plus foncée par la thionine, le bleu de méthylène ou le bleu de toluidine, mais lorsque le protoplasma est copieux et surtout dans les cellules allongées à prolongements multiples et parallèles, il se dessine avec plus ou moins précision mais toujours assez nettement une structure reticulée, laquelle est très manifeste dans certains prolongements (figs. 3 et 4). En apercevant dans les mêmes couches, des cellules névrogliques dont le protoplasme est granuleux et d'autres dont la structure est si évidemment reticulée on serait peut-être con-

duit à y voir deux espéces cellulaires différentes. Rien de moins justifié, néanmoins, car on peut trouver aisément des formes de passage entre les cellules à structure granuleuse et celles à structure réticulée.

Cette disposition réticulée du protoplasma, qui est d'ailleurs assez fréquente, a une vraie importance car elle exprime dans une certaine façon, la fonction de ces cellules. Nous avons déjà signalé en passant que les Stäbchenzellen et en général les cellules névrogliques de la corne d'Ammon du lapin rabique, présentent, très fréquemment, dans leur protoplasma, des produits de désintégration et surtout de la graisse et du protagon. Nous avons employé chez le lapin rabique la coloration avec le rouge écarlate dans les pièces fixées au formol et sectionnées par le microtome de congélation, c'est-à-dire par la méthode de Herxheimer. Dans notre travail sur l'anatomie pathologique de la rage nous avons dessiné plusieurs figures devant illustrer la distribution de la graisse de desintégration dans le système nerveux. Nous nous bornerons ici à signaler le fait en montrant la disposition offerte par les cellules reproduites à la fig. 5. Des deux côtés du noyau quelque peu allongé l'on voit s'étendre des traînées de gouttes figurées en noir dans la figure, et colorées en rouge brillant dans les préparations. On peut dans de telles préparations se rendre un compte bien exact des variétés de distribution du protoplasma décrites plus haut et qui ont toujours comme caractère essentiel la tendance à la disposition dans un sens parallèle au prolongement protoplasmique des éléments nerveux. Dans les préparations au rouge écarlate l'on adopte comme coloration du protoplasma, l'hématoxiline de Ehrlich. Mais alors, le protoplasma est faiblement coloré et c'est en suivant les traînées graisseuses et colorées en rouge que l'on obtient une vue d'ensemble de la forme de la cellule. Les gouttes graisseuses comme du reste l'on peut juger par la fig. 5 sont de dimension assez considérable et à peu près ces dimensions coïncident avec celles des mailles du réticule esquissé dans les cellules colorées par la méthode de Nissl. Un fait d'une grand importance et sur lequel nous reviendrons plus tard, est que tandis que les éléments non nerveux allongés et autres, siégeant au stratum radiatum et à la couche des pyramides ammoniques du lapin rabique, sont très riches en granulations gaaisseuses, et parfois se trouvent être bourrées de telles inclusions, les éléments nerveux malgré qu'ils sont

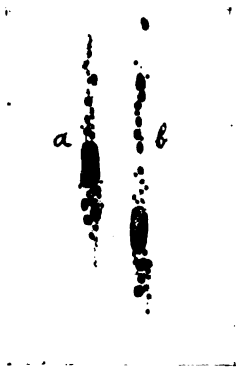


Fig. 5. — Cellules allongées du Stratum radiatum du lapin rabique. Elles portent des inclusions graisseuses. Scharlachroth-Haematoxyline.

très atteints par le processus, ne montrent presque pas de granulations colorées par le rouge écarlate. Pour le moment, nous tenons seulement à faire voir que la structure réticulée obtenue dans les cellules à bâtonnet par la méthode de Nissl correspond à l'inclusion dans la cellule de substances de desintégration et surtout de la graisse.

Il y a un autre élément dans le protoplasma des cellules allongées qui attire tout de suite notre attention. Il s'agit d'un ou de deux grumeaux colorés faiblement par les anilines basiques et qui se trouvent à une certaine distance du noyau, à peu près toujours la même, dans presque toutes les cellules (fig. 3 et 4). Parfois, l'on trouve deux grumeaux protoplasmiques siégeant symétriquement à la même distance du noyau aux deux branches protoplasmiques opposées. Les dimensions de ces grumeaux sont assez variables dans les différentes cellules (de 2 à, 5 μ) et leur forme est quelque fois circulaire mais plus fréquemment polygonale on allongée. Le protoplasma environnant, lequel est organisé en structure réticulée, se dispose dans des travées radiées autour de ce grumeau. A l'ordinaire, on trouve au centre de ces corpuscules, un ou deux, parfois même trois, grains réfringents non colorés par les couleurs basiques et d'un aspect rappelant beaucoup celui des vacuoles nucléolaires. C'est exceptionnel de trouver des corpuscules colorés d'une façon hemogène. Dans la fig. 3, *b*, on en voit un qui semble être en division; deux petits corpuscules sont alors réunis par un pont très mince.

Il n'est pas aisé de décider tout de suite sur la nature de ces corpuscules. Leur présence constante ou presque dans les cellules à bâtonnet de la rage, leur situation régulière et leur nombre en général unique ou double pour chaque cellule, portent à considérer ces corpuscules comme des organes cellulaires. S'agit-il d'un centrosome? Il semble bien probable, mais la nature du procédé de coloration employé n'autorise pas une position décisive envers cette question.

Les centres sont des organes cellulaires assez compliqués et différant dans leur structure dans les diverses espèces cellulaires. Quoique très étudié, il s'agit ici d'un organe peu connu et dons les variétés structurelles, et de situation et de rapport avec les autres parties de la cellule ne sont pas bien expliquées. On appelle centrioles les granules plus centraux lesquels montrent una affinité de coloration presque spécifique pour l'hématoxiline ferrique. Ce sont les éléments constants et essentiels des formations adoptant des figures centriques. Autour des centrioles se trouvent des formations différentes selon les diverses espèces cellulaires et variant aussi dans les diverses phases de la vie cellulaire par rapport à la fonction reproductrice. C'est encore une affaire de discussion la limite entre les éléments appartenant au centre cellulaire et le protoplas-

ma. Pour Heidenhain (1) tout ce qui envéloppe les centrioles serait une sorte de capsule différentiée aux dépens du protoplasme cellulaire. Comme l'on voit, les centrioles sont les éléments caractéristiques, mais ces corpuscules ne sont jamais colorés (Heidenhain) par les couleurs basiques d'aniline en solution aqueuse, en montrant par cette méthode une opposition manifeste au point de vue de la réaction colorante, envers le protoplasma, lequel, plus ou moins, se laisse teindre par de telles solutions. Nous avons vu qu'au centre des corpuscules que nous décrivons il se trouve presque toujours un ou deux corpuscules non colorés détachant faiblement sur le fond des grumeaux. Négativement donc, ils coïncident avec les réactions colorantes attribuées aux centrioles. Il faudrait de nouvelles recherches pour décider si par des moyens de fixation plus précis et employant l'hématoxiline ferrique selon Heidenhain ces corpuscules coïncident aussi par des réactions positives avec les centrioles. Il s'agit donc, peut-être, dans nôtre cas non des corpuscules essentiels de l'organe, les centrioles, qui sont réservés, mais du centrosome de Boveri lequel est constitué d'une couche cytoplasmique différentiée enveloppant les corpuscules centraux.

Bien que la fréquence de ces grumeaux basiophiles soit très-grande dans les cellules allongées du lapin rabique, les éléments plus fins et s'approchant plus exactement aux descriptions classiques des Stäbchenzellen ne montrent pas de tels grumeaux en employant la méthode de Nissl. Il faut que le protoplasma soit plus abondant pour que ces grumeaux soient évidents. L'on sait que au sujet de l'ubiquité des centres dans toutes les cellules de l'organisme, les idées des histologistes ont évolué vers l'admission d'une telle ubiquité au fur et à mesure que l'on a pratiqué des recherches plus précises au point de vue méthodologique. Ainsi, on a vu paraître des centres dans presque toutes les espèces cellulaires, même les cellules nerveuses et les cellules névrogliques. Or, par la méthode de Nissl on n'obtient pas à l'ordinaire la coloration de ces organes, fait qui est d'accord avec ce que l'on connaît des afinités spécifiques des centrioles. C'est donc exceptionnel et pourrait peut-être s'interpréter comme un fait de nature pathologique celui de trouver ces organes dans la prolifération cellulaire interstitielle de la corne d'Ammon du lapin rabique. Quoique les travées protoplasmiques environnantes soient souvent disposées à peu près en rayons autour de ces grumeaux (fig. 3, *a*) on ne peut néanmoins parler de formation d'une astrosphère, mais l'on sait que la présence d'une telle figure protoplasmique n'est pas essentielle pour les centres. Nos grumeaux occupent une situation diffé-

(1) *Heidenhain:* Plasma und Zelle. I, Abt., 1907.

rente dans les corps cellulaire selon qu'il s'agisse de cellules qui sont à peu près comme des demi-cellules en bâtonnet ou d'autres éléments développés en forme allongée des deux côtés du noyau. Dans le premier cas, c'est régulier de trouver le grumeau basiophile siégeant du côté du renflement protoplasmique envisageant la couche des pyramides, tandis que dans les éléments allongés des deux côtés du noyau on le trouve sur une des branches indifféremment et quelquefois lorsqu'il est double sur les deux branches à une distance égale du noyau.

Pour résumer, nous sommes donc penchés à croire que les corps grumeux basiophiles, que nous trouvons dans les cellules allongées et dans d'autres éléments de prolifération pathologique interstitielle à la corne d'Ammon du lapin rabique, correspondent aux sphères cytoplasmiques enveloppant les centrioles représentés dans nos figures par des corps à peine visibles refringents et non colorés par les couleurs basiques en solution aqueuse.

Nous avons jusqu'à présent appelé très peu l'attention sur le noyau des cellules allongées. D'après les descriptions de Nissl, de Alzheimer et de Cerletti, l'on trouve dans les cellules à bâtonnet toutes les formes de transition entre les noyaux pâles, minces à membrane très-delicate et faiblement colorée, et les noyaux fortement teints dans lesquels le contenu nucléaire présente un aspect à peu près homogéne. A l'égard de la forme on voit à côté des noyaux typiques en bâtonnet d'autres en fuseau, en S, en U, et quelques uns, enfin, présentent des renflements latéraux et même il y en a qui présentent, selont Nissl, un aspect comparable à celui du colon transverse.

Dans les cellules rabiques de forme allongée l'on trouve aussi des noyaux des deux types; les uns à contenu nucléaire avec un réticule bien différencié, et les autres colorés plus ou moins profondément mais qui sont toujours très foncés. Dans ce cas aussi les formes typiques telles que celles reproduites par Alzheimer font l'exception, mais c'est justement cette divergence et la grande variété qui, permettent dans notre cas d'observer les formes de transition. Les noyaux à contenu nucléaire plus foncé, appartiennent à l'ordinaire à des cellules de figure plus allongée, tandis que les cellules qui montrent quelques prolongements devéloppés dans le sens ordinaire, mais dont la partie principale du protoplasma se trouve autour du noyau, montrent plutôt un noyau clair. De la même façon il semble exister un certain parallélisme entre la forme cellulaire et la forme du noyau. Les cellules décidément allongées, même si elles n'atteignent pas la forme en aiguille, présentent aussi des noyaux allongées qui montrent quelquefois les variétés décrites par Nissl en forme de S, de U, etc. Les formes dans lesquelles le noyau se trouve subdivisé

en trois ou quatre corps ronds sont très rares ici. Les cellules, par contre, dont le développement longitudinal s'est fait seulement à demi, ou celles qui possédent plusieurs prolongements parallèles mais qui conservent toujours une masse protoplasmique considérable, ont un noyau plutôt rond et quelquefois très grand. Ce parallélisme entre les formes nucléaires et cellulaire, peut être observé dans les éléments reproduits aux fig. 3 et 4. Cependant, l'on peut trouver certaines cellules dont la tendance à l'allongement est très manifeste et dont les noyaux sont pourtant de forme arrondie. L'impression que l'on obtient en observant de telles formes de transition est que l'allongement du noyau doit être un fait consécutif à l'allongement cellulaire.

A l'égard des processus de division l'on peut dire que nos cellules allongées diffèrent des cellules à bâtonnet typiques, en ce que les éléments en division mitosique se trouvent ici assez fréquemment (fig. 4: 7, 8, 9). On trouve aussi d'autres cellules dans lesquelles le noyau se divise par scission.

Au commencement de notre description, nous avons signalé que la prolifération interstitielle, chez le lapin rabique n'était pas exclusive de la corne d'Ammon, mais une manifestation générale dans le système nerveux central. Nonobstant, cette prolifération interstitielle est bien plus importante à la corne d'Ammon qu'ailleurs dans le systéme nerveux. Cette infiltration névroglique et d'éléments mésodermiques, n'est pas le seul fait pathologique qui montre une préférente localisation du processus rabique dans cet organe cérébral (la corne d'Ammon). On sait que les corps de Négri se localisent aussi avec une grande prédominance dans cette région et il y a d'ailleurs une forme de dégénérescence nucléaire décrite pour la première fois par Siciliano (1), et étudiée plus en détail par nous-mêmes qui, chez le lapin rabique, se présente à la couche des pyramides de la corne d'Ammon en proportions très supérieures à celles selon lesquelles on la rencontre dans d'autres régions du cerveau. Nous croyons que dans notre cas et par les rapports que les cellules allongées de forme diverse, en bâtonnet et d'autres, montrent avec les prolongements protoplasmiques des cellules nerveuses, la production des dites cellules n'est pas absolument indépendante de la dégénérescence nucléaire des pyramides et justement cette opinion constitue le point de départ de nos recherches actuelles. C'est à cause de cette dépéndance que nous donnerons ici un aperçu de la marche du processus dégénératif dans les noyaux des éléments nerveaux. Les cellules reproduites à la fig. 6 marquent à peu près les phases essentielles du processus. La mé-

(1) *Siciliano:* Una speciale alterazione nucleare nella rabbia. *Riv. di Pat. nerv. e ment*, 1905.

thode plus facile et plus démonstrative pour obtenir de claires images à cet égard, c'est d'employer la mélange triacide panoptique de Pappenheim. Les cellules pyramidales normales de la corne d'Ammon ont leur protoplasma faiblement coloré en bleu, le noyau a son réticule de linine coloré en rouge, quelques grumeaux chromatiques (les grumeaux de Lévi), en bleu foncé et le nucléole en bleu très pâle ou en rose (fig. 6, *a*), Dans les premières phases de la dégénération nucléaire (fig. 6, *b*, *c*, *d*), la forme cellulaire et la colorabilité du protoplasme persiste; l'on peut observer quelques grumeaux chromatiques protoplasmiques tout près du noyau. La forme ovoïde et vésiculaire de ce dernier, persiste également et la membrane nucléaire ne montre aucune différence d'avec les noyaux normaux, mais le contenu nucléaire a changé. On ne peut plus voir aucun reste de structure réticulée, le noyau paraît comme libre de toute structure, seulement l'on voit un amas de granules basiophiles les uns, acidophiles les autres, comme reste de la structure nucléaire. Avec le ratatinement du noyau et la perte de la membrane qui suivent aux phases précédentes (fig. 6, *e*, *g*, *f*), coïncident une déformation du corps cellulaire et un changement de la colorabilité du protoplasma. Le corps cellulaire se ratatine aussi et acquiert un aspect sclérosé et ne se colore plus avec les colorants basiques. Les prolongements apicaux sont plus minces et ils deviennent tortueux et le tout apparaît coloré par les couleurs acides. Une ligne de séparation entre le noyau et le protoplasme n'est plus possible à tirer et seulement dans le centre de la cellule ainsi déformée l'on aperçoit quelques grumeaux basiophiles intensement colorés en bleu et qui représentent le reste de toute structure nucléaire. La forme et les dimensions de ces grumeaux sont très variables et on en trouve qui sont adhérés à des petites vacuoles. D'autres cellules ont perdu dans leurs processus sclérreux leur prolongement protoplasmique et l'on trouve des images, que

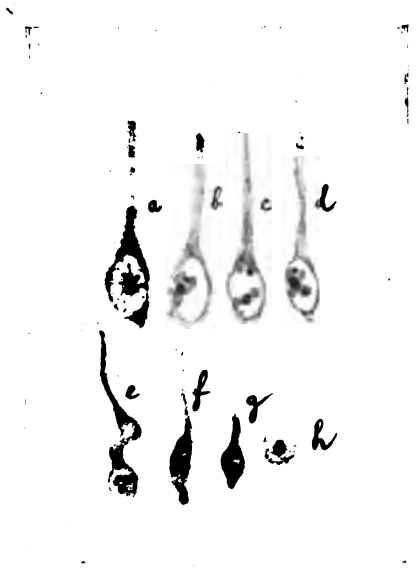


Fig. 6. — Dégénération des noyaux des cellules pyramidales de la corne d'Ammon du lapin rabique entrainant la dégénération de toute la cellule; mélange panoptique Pappenheim.

nous sommes portés à interpréter commes les phases finales de cette évolution regressive, chez lesquelles toute la cellule est réduite à une sphère colorée par les couleurs acides et qui porte au centre un ou plusieurs grumeaux basiophiles (fig. 6, *g*, *h*).

La méthode de Nissl et les colorations doubles au vert brillant et à la fuchsine après fixation dans le liquide de Zenker et surtout la méthode de l'argent réduit selon Cajal donnent aussi des images très claires de ce processus.

On trouve parmi les cellules nerveuses de la fascia dentata des figures semblables, mais elles n'atteignent jamais une telle généralisation comme dans la couche des pyramides de la corne d'Ammon, laquelle, dans le cas le plus extrême, est presque détruite par ce processus comme l'on peut juger par la comparaison entre les images normales (fig. 1) et celles de la rage (figure 2).

De tous les faits énumérés avec plus ou moins détail ci dessus, nous avons été portés à interpréter la production des cellules allongées à bâtonnet et autres, dans notre cas, comme une forme d'adaptation des cellules interstitielles névrogliques proliférées, au prolongement protoplasmique apical des cellules pyramidales en voie de dégénérescence. La production des cellules allongées est donc pour nous un fait secondaire. La sclérose profonde des noyaux des pyramides entraîne une dégénérescence de toute la cellule et les éléments interstitiels environnants se multiplient et s'hypertrophient en prenant des formes en bâtonnet, en peigne et toutes les autres que nous venons de décrire. Comme l'on peut juger cette façon de voir a une grande ressemblance avec celle de Cerletti au même sujet. Aussi Cerletti fait mettre en rapport la production des cellules à bâtonnet dans la paralysie générale avec la lésion des cellules nerveuses pyramidales de l'écorce. Mais pour lui, les cellules névrogliques en s'hypertrophiant pour remplir le défaut constitué par la sclérose des éléments nerveux sont forcées, en se moulant aus espaces longitudinaux laissés libres par la rétraction en largeur des prolongements apicaux des pyramides, à adopter des formes très allongées et même en bâtonnet. Les figures de Cerletti au sujet du rapport des cellules satéllites avec les cellules pyramidales sont très démonstratives et nous avons pu maintes fois constater ces faits. Dans la rage et à la corne d'Ammon le processus dégénératif des cellules nerveuses a une grande violence, de telle façon que la destruction des cellules nerveuses est plus manifeste. Ce n'est pas fréquent, à cause de cela, de trouver les rapports entre les cellules et les prolongements apicaux très évidents car ces derniers, comme nous l'avons déjà signalé, subissent parallélement à leur sclérose un changement de colorabilité. C'est, par cela, parmi les cellules moins atteintes que l'on peut obser-

ver les phénomènes d'adaptation. La fig. 7 montre une telle image. La cellule allongée n'est pas arrivée à la formation d'un bâtonnet typique, le noyau est encore sphérique et le protoplasma est abondant. Un fait intéressant est que la distinction entre le protoplasma de la cellule satellite et le protoplasma nerveux est facile à cause de la différence de structure qni est décidément réticulée dans la cellule allongée; tandis qu'il est finement granuleux dans le prolongement nerveux. Cette distinction n'est pas toujours aisée à faire, car, comme nous l'avons signalé plus haut, la structure réticulée n'apparaît dans les cellules allongées que lorsque le protoplasma est abondant, tandis que dans les cellules tipiques en bâtonnet l'on constate seulement une structure granuleuse. Dans de tels cas, l'on ne peut distinguer les limites de la cellule nerveuse de ceux de la cellule satellite. C'est un fait déjà signalé par Cerletti. Nous devons rappeler ici que les cellules allongées de la corne d'Ammon du lapin rabique, renferment très souvent des inclusions graisseuses démontrées par la méthode de Herxheimer et nous voulons insister sur le fait que malgré la grande abondance de ces produits dégénératifs dans les cellules interstitielles et malgré la profonde atteinte subie par les éléments nerveux, ceux-ci ne présentent pas du tout ou presque des inclusions graisseuses. Les mêmes rapports peuvent se trouver entre les figures satellites et les pyramides des autres parties de l'écorce du lapin rabique, mais toujours ces rapports sont plus évidents à la corne d'Ammon. Alzheimer (1) a décrit dans l'idiotisme amaurotique une disposition pareille. Là aussi tandis que les cellules de névroglie et les cellules adventitielles des vaisseaux sont chargées avec de la graisse, les cellules nerveuses contiennent seulement des soupçons de cette substance. Par contre, elles renferment une grande quantité de protagon. Le fait de trouver les cellules interstitielles intimement adaptées au prolongement protoplasmique des cellules nerveuses

Fig. 7. — Cellule pyramidale de la corne d'Ammon du lapin rabique avec une cellule satéllite allongée par adaptation au prolongement nerveux. Bleu de toludine.

(1) *Alzheimer* : Ueber den Abbau des Nervengewebes (Bericht über die Vers. des deutschen Vereins für Psychiatrie. Zeitsch. für Psychiatrie. Bd. 63, 1906.

en dégénérescence, d'un côté, et d'un autre le fait de la grande variété de forme de ces cellules interstitielles dont toutes cependant expriment la tendance au moulage aux structures nerveuses, et ajoutant enfin à cela le fait de la présence d'une formation réticulée dans le protoplasma de ces cellules et l'inclusion parallèle de produits graisseux, sont des arguments, qui plaident en faveur de la théorie de l'adaptation, mais non faite simplement répondant à des conditions mécaniques, comme d'apres Cerletti, mais en vue de l'élaboration ultérieure de produits de désintégration du protoplasma nerveux.

L'architecture spéciale de la corne d'Ammon rend à ce point de vue les conditions les plus exquises pour la production d'une vraie culture pure de cellules allongées, à cause du grillage serré formé par les prolongements apicaux des cellules pyramidales dans le stratum radiatum, et en fait, cette culture puré se réalise à peu près presque, au cours du processus pathologique de la rage. Ce processus n'est pas exclusif à cette couche spéciale de la corne d'Ammon, car, par exemple, les troubles pathologiques dans l'alvéus et dans le stratum oriens, sont très profonds. Néanmoins, les cellules en bâtonnet et presque toutes les formes allongées ne s'y trouvent presque pas à cause de la différence de structure nerveuse. C'est donc la localité qui semble conditionner plutôt que le processus pathologique l'apparition de telles cellules.

Fig. 8. — Schéma montrant l'opération d'excision de l'écorce avec lésion de la couche pyramidale de la corne d'Ammon-Lapin. 1, ventricule latéral; 2, écorce; 3, épithélium ventriculaire de la corne d'Ammon; 4, alveus; 5, Stratum radiatum; 6, couche des pyramides; 7, fascia dentata; 8, parties prélevées par l'opération.

Voyons maintenant les résultats obtenus dans d'autres états pathologiques de la corne d'Ammon produits experimentalement. Nous avons pensé d'abord et en partant de l'opinion que les cellules en bâtonnet et les autres éléments allongées représentent des formations réactives dues à la lésion des cellules pyramidales, à exciser la couche des pyramides dans une certaine extension en laissant le stratum radiatum. Bien entendu, nous avons toujours considéré cette opération comme idéale et seulement tâché de réaliser des procédés approchant de ces résultats désirés. La fig. 8 montre schématiquement les parties qui ont été excisées; elles sont représentées en noir.

Après anesthésie avec de l'éther, nous avons trépané les lapins amplement d'un côté de la ligne médiane, de façon à laisser à jour une assez grande partie des régions supérieures et postérieures d'un hémisphère. Une fois la dure mère sectionnée, nous avons circonscrit avec un fin bistouri un petit carreau d'écorce, en tâchant de ne pas approfondir avec les incisions limitantes plus de trois ou quatre millimètres. Siégeant le ventricule à cette profondeur, il est très facile d'enlever la pièce d'écorce limitée par les incisions latérales et séparée en bas des autres parties par la fente ventriculaire.

On aperçoit, alors, au fond du défaut une surface blanche, la surface ventriculaire de la corne d'Ammon, que l'on peut lésionner à volonté. La couche des pyramides étant très superficielle il est extrêmement probable que lorsqu'on entame la surface ventriculaire par ces procédés mécaniques et grossiers on détruise aussi des parties plus profondes, c'est à-dire le stratum radiatum. Par cela l'opération idéale telle qu'elle est représentée dans le schéma (fig. 8), ne réussit jamais, mais les résultats obtenus sont dans des cas très démonstratifs. La partie centrale du défaut surpasse donc à l'ordinaire la zône en question, mais les parties latérales montrent quelquefois la lésion voulue et toujours les zônes périphériques subissent l'influence de la violente réaction inflammatoire produite par l'excision et présentent ainsi une infiltration interstitielle avec des caractères très intéressants pour notre problème.

Nous prendrons pour notre description le lapin opéré selon les indications ci-dessus exposées et tué six jours après l'opération. Nous avons opéré 8 lapins et les résultats des opérations ont réalisé rarement des résultats pouvant être directement comparables, à cause de la difficulté de produire des lésions exactement semblables, mais tous ont montré de grands traits analogues.

Colorées par la méthode de Nissl ou au bleu de toluidine, les coupes du cerveau d'un tel lapin, présentent, à l'endroit de la lésion, une zône centrale dans laquelle les cellules pyramidales de la corne d'Ammon ont été détruites et où le reste du stratum radiatum est envahi par une grande quantité de cellules issues des vaisseaux et de cellules de névroglie, une zône plus périphérique où l'infiltration est plus discrète et où l'on peu déjà percevoir les éléments structurels normaux du stratum radiatum et une zône plus périphériques encore, où la structure nerveuse normale de la corne d'Ammon n'est pas altérée du tout, mais où les éléments interstitiels sont en très grand nombre, C'est ici qne l'on trouve la plus grande quantité de Stäbchenzellen.

Le processus inflammatoire de restitution produit dans la zône centrale une énorme infiltration d'éléments mésodermiques: des cellules vascu-

laires, des cellules d'aspect lymphocitaire, de grandes cellules à structure reticulée (Gitterzellen) et quelques cellules plasmatiques. Il y en a aussi des cellules névrogliques dont le protoplasma a acquis un grand développement. Beaucoup de noyaux subissent dans cette zône des processus regressifs et l'on trouve autour des grumeaux basiophiles provenant de la chromatine nucléaire d'autres grumeaux colorés mètachromatiquement et formés probablement par du protagon. La figure 9 montre plusieurs éléments appartenant à cette zône centrale où les eléments mésodermiques ont la prédominance.

Dans la zône suivante, nous parlons toujours du stratum radiatum, les processus régressifs et inflammatoires sont moins évidents et l'on peut percevoir à travers une très grande infiltration interstitielle, la structure fondamentale de la couche du stratum radiatum, c'est à dire, ce grillage à barreaux parallèles constitués par les prolongements apicaux des cellules pyramidales. La couche pyramidale elle même est fortement infiltrée d'éléments interstitiels et parmi les cellules pyramidales il y en a un certain nombre qui ont subi une forte sclérose, de telle façon, que les images montrant un processus de dégénérescence nucléaire très analogue à celui que nous avons décrit plus haut au sujet du lapin rabique ne sont pas trop rares. Le prolongements apicaux sont tortueux et sclérosés dans cette zône. La prolifération interstitielle est aussi très importante quoi que sans jamais atteindre le dégré de la zône précédente. Qualitativement aussi, l'on trouve de grandes différences et les cellules rondes ayant l'aspect de lymphocites sont toujours plus rares que dans la couche antérieure. Par contre, l'on trouve une grande quantité d'éléments présentant des noyaux clairs et avec quelques corpuscules chromatiques les uns, plus foncés et ayant un certain aspect sclérosé les autres, et dont le protoplasma très abondant présente une grande variété de formes étoilées, fusiformes, ou allongées. En ob-

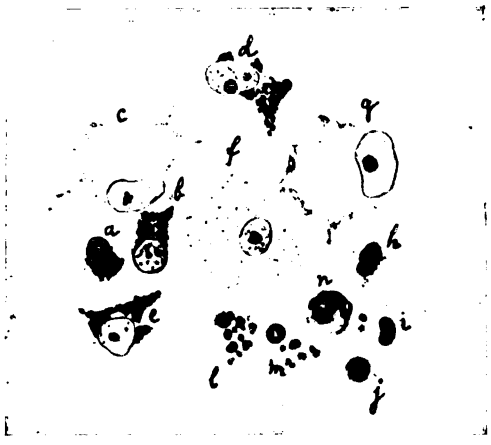


Fig. 9.—Eléments de la zone centrale du processus de réparation au Stratum radiatum. *a*, *b*, *c*, *d*, cellules plasmatiques; *f*, cellule granulograissense (Gitterzelle); *c*, *g*, cellules névrogliques épithélioides; *h*, *i*, *j*, lymphocites; *l*, *m*, *n*, produits de dégénération.

servant ces cellules on se sent d'abord porté à admettre leur nature névroglique, mais il n'est pas sûrement aisé de décider sur leur nature et leur origine. Ici dans cette zône la prolifération névroglique et celle des éléments mésodermiques se fait parallèlement, de façon que la distinction des deux sortes d'éléments est maintes fois impossible faute de caractères différentiels morphologiques et de coloration. Ces faits son bien connus, mais les cellules de cette zône montrent, ici à la corne d'Ammon, un caractère à cause duquel elles exigent une description plus détaillée. On observera, en regardant la figure 10, dans laquelle les éléments ont la

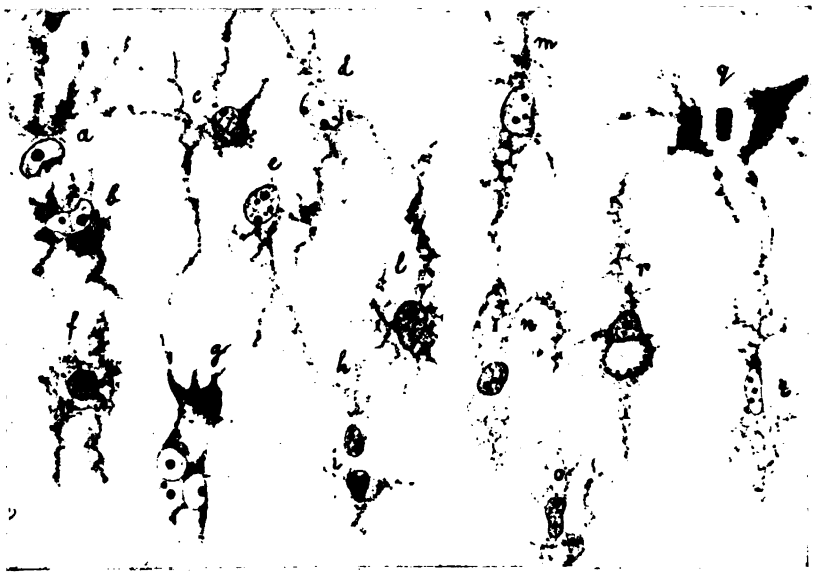


Fig. 10. — Cellules interstitielles probablement de nature névroglique à protoplasma abondant et allongé, siégeant à la zone voisine au centre du processus de réparation au Stratum radiatum du lapin. Bleu de toluidine.

position respective q'ils occupent dans le tissu, que presque tous montrent une tendance au développement de leur protoplasma dans une direction toujours la même. Les formes qui expriment plus évidemment cette tendance sont déjà très allongées et pourraient être comparées aux cellules interstitielles que nous avons décrites au stratum radiatum du lapin rabique et que nous avons rapproché des cellules à bâtonnet de Nissl et Alzheimer. La cellule montre aussi un amincissement du noyau dont l'axe le plus grand coïncide avec celui de la cellule. Tous ces éléments allongés de la zône que nous décrivons ont un protoplasma très abondant et ramifié, détachant du corps de la cellule des branches qui pour la plupart marchent parallèlement à l'axe longitudinal de la cel-

lulle. Il y a aussi des cellules dont la ramification secondaire se détache du corps cellulaire en formant une crosse.

D'autres cellules à corps polygonal envoient des prolongements dans plusieurs directions, mais surtout dans le sens parallèle aux prolongements protoplasmiques apicaux des pyramides. Ainsi, les cellules *a* et *b*, qui semblent être le produit d'une division cellulaire. Les figures mitosiques ne sont pas rares parmi ces cellules et *q* montre une telle image ; il s'agit ici d'une cellule très probablement névroglique qui envoie des prolongements en tous sens et correspond, par cela, à la variétéétoilée. Des formes nucléaires regressives se trouvent aussi parmi les cellules de cette zône. Quelquefois le noyau est réduit à deux ou trois vacuoles incolores portant des grumeaux chromatiques à leur centre (*g*). Un fait très manifeste et très général est ici la structure réticulée du protoplasma fait par lequel ces cellules acquièrent une plus grande ressemblance encore avec les éléments allongés du lapin rabique. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne dans cette zône de la partie voisine au foyer nécrobiotique et où la répartion mésodermale est si abondante, les cellules interstitielles montrent un protoplasma moins copieux, mais leur forme devient de plus en plus allongée, les noyaux sont toujours plus minces et par des transitions on arrive à la zône troisième de notre description où les éléments intersticiels que nous trouvons peuvent être, dans un très grand nombre, rangés dans le groupe des cellules à bâtonnet. La fig. 11 montre la couche des pyramides et le stratum radiatum tels qu'ils sont constitués dans cette zône. Le nombre de cellules à bâtonnet avec leur forme typique est ici très grand par rapport à celui des autres éléments interstitiels. Les formes de noyau typique, ainsi que toutes les autres décrites par Nissl et Alzheimer, peuvent se trouver dans cette zône (fig. 12). Dans les cellules plus allongées tout le protoplasma est disposé en forme de filament aux deux pôles du noyau, mais d'autres

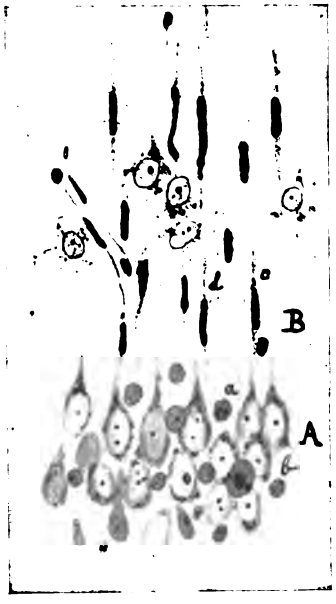


Fig. 11. — Couche des pyramides et Stratum radiatum à la zone plus périphérique du processus des réparation; grande production de cellules à bâtonnet. A, la couche des pyramides l'on voit quelques corps de dégénérescence. Bleu de toluidine.

cellules montrent des ramifications latérales surgissant du pourtour nucléaire. Nous tenons à ramener préférémment l'attention sur certaines formes telles que celle que nous avons déssinée en *g* et *h* (fig. 12). Surtout la cellule *g* est constituée par un noyau, qui à peu près rappelle la forme d'un H, dont les quatre bouts portent des traînées de protoplasma, qui s'étendent en direction strictement parallèle. La cellule qui en résulte est comme composé de deux cellules à bâtonnet dont les noyaux seraient unis par un pont nucléaire. La cellule *h*, dont le noyau est recourbé deux fois à angle droit, peut être interprétée comme une forme intermédiaire entre les cellules à bâtonnet typique et ces doubles cellules à bâtonnet. Nous interprétons la production de ces cellules doubles en bâtonnet comme le résultat de l'adaptation d'une seule cellule interstitielle à deux des barreaux parallèles du stratum radiatum. Ici c'est déjà le noyau qui prend une disposition d'adaptation aux deux prolongements nerveux, tandis que dans d'autres éléments, comme ceux que nous avons montrés, le noyau est simplement allongé pendant qu'il se détache du protoplasme des branches parallèles en nombre de deux, trois ou plus encore. Ce moulage des cellules interstitielles pour la plupart névrogliques aux structures nerveuses exprime une très grande plasticité des éléments interstitiels, lesquels reproduisent, ainsi, grossièrement les traits les plus saillants de l'architecture nerveuse. Cette reproduction morphologique plaide en faveur de la théorie de l'adaptation ainsi que le changement de forme des cellules interstitielles qui se fait brusquement en passant de la couche du stratum radiatum à celle des pyramides ou au stratum oriens dont l'architecture des prolongements nerveux n'a pas la disposition typique du stratum radiatum. De même la formation des demi-cellules à bâtonnet, c'est-à-dire des cellules dont le développement en longueur se fait seulement à un pôle du noyau, à la région du stratum radiatum plus

Fig. 12. — Cellules à bâtonnet de la zone périphérique du processus de réparation au Stratum radiatum. Bleu de tolnidine.

rapproché de la couche des pyramides, est facilement expliquée par cette théorie.

Nous venons de montrer que le processus de réparation provoqué par des lésions experimentales dans la corne d'Ammon, produit dans les zônes périphériques aux limites avec le tissu normal siégeant dans le stratum radiatum des cellules à bâtonnet typiques. En combinant l'excision d'une partie de l'écorce avec mise à jour de la surface ventriculaire de la corne d'Ammon, avec l'action d'influences physico-chimiques telles que celles de l'alcool à 90° sur la surface ventriculaire ammonique, on obtient au stratum radiatum une grande quantité des cellules allongées. Nous avons aussi obtenu de telles cellules au stratum radiatum du lapin en injectant quelques gouttes d'une solution très-diluée de fuchsine phéniquée dans le ventricule latéral. Par ce fait, nous avons produit un foyer d'encéphalite périventriculaire, atteignant du côté de la corne d'Ammon jusqu'à la couche des pyramides. La réaction névroglique périphérique siégeant au stratum radiatum montre un grand nombre de cellules allongées à protoplasma abondant et dont la direction et les autres caractères coïncident avec ce que nous avons décrit chez le lapin rabique et dans le processus inflammatoire de réparation.

Nous avons jusqu'ici évité toujours de poser la question sur l'origine de ces cellules. Nous serions plutôt penchés à croire, á cause de l'observation des formes de transition, qu'une grande quantité de cellules allongées et en bâtonnet proviennent des cellules de nevroglie, mais nos observation n'excluent pas, et même quelques unes semblent plaider en faveur de, la provenance de certains de ces éléments des cellules mésodermales.

Notre recherche ne décide donc pas la question à ce point de vue, et nous nous bornons à montrer que les cellules en bâtonnet sont des formes dépendantes d'une adaptation et non des formes originaires.

CONCLUSIONS

I. Dans plusieurs processus pathologiques de nature inflammatoire il se produit au stratum radiatum de la corne d'Ammon du lapin des cellules de morphologie très variée mais dont la caractéristique commune est constituée par le développement en longueur dans le sens des prolongements protoplasmiques nerveux. Certaines formations de ce genre sont identiques morphologiquement aux cellules à bâtonnet décrites par Nissl dans la paralysie générale.

II. Le fait de la présence de ces éléments en très grande quantité et presque à l'état d'isolement à la corne d'Ammon du lapin, et dans une couche

spéciale de cette formation, tandis que les processus qui provoquent leur apparition sont étendus à toutes les couches de la corne d'Ammon et à d'autres parties du système nerveux, fait penser que les conditions de production quoique possibles ailleurs comme on le sait, sont réalisées à la couche du stratum radiatum avec un maximum de netteté. C'est la disposition en grillage serré à barreaux parallèles qui affectent les prolongements apicaux des cellules nerveuses pyramidales, l'essentiel de l'architecture nerveuse du Stratum radiatum par rapport à notre problème.

III. L'observation du processus dans cet objet qui renferme les conditions de production des cellules allongées avec un maximum de netteté permet d'interpréter la production des cellules à bâtonnet dans d'autres régions corticales où les conditions sont plus difuses, par exemple la production des Stäbchenzellen dans la paralysie générale.

IV. L'adaptation des éléments interstitiels proliférés aux prolongements apicaux en dégénérescence produit la formation de cellules allongées et de celles en bâtonnet, mais la présence dans ces cellules d'éléments de desintégration, tels que la graise, permet de supposer que cette adaptation est un phénomène actif et dû à la fonction que probablement ont ces cellules de l'élaboration ultérieure des matériaux de déchet des cellules nerveuses.

Nous tenons à exprimer ici nôtre reconnaissance à Mr. le professeur Maestre dont la bienveillainte hospitalité au laboratoire de médicine légale a beaucoup contribué à l'accomplissement de ce travail.

LES CONDUITS DE GOLGI-HOLMGREN DU PROTOPLASMA NERVEUX

ET LE RÉSEAU PÉRICELLULAIRE DE LA MEMBRANE (1)

PAR

S. R. CAJAL

C. Golgi a décrit en 1898 (2) sous le nom *d'appareil réticulaire interne* de la cellule nerveuse un système de grosses trabécules intraprotoplasmiques qui ont été plus tard, grâce surtout aux travaux de Holmgren, considérees comme des cavités ou des conduits du spongioplasma; au même temps on les a trouvé dans plusieurs tissus des vertébrés et des invertébrés. Les recherches de Veratti, Negri, Studnicka, Nelis, Retzius, Soukanoff, Kopsch, Cajal, Sanchez, Sjövall et surtout Holmgren (3) ont demontré que ces réticulations doivent être considérées comme une disposition généralé du corps cellulaire.

En général on rapporte à Golgi la priorité de la découverte, et réellement il en est ainsi quant aux conduits intérieurs des cellules nerveuses. Nous voulons constater aussi que le mouvement bibliographique sur ce sujet qu'on a remarqué pendant ces dernières années est dû à la première communication de Golgi à la Société médico-chirurgicale de Pavie. Non obstant, on nous permettra de rappeler que la découverte du *fait essentiel*, c'est-à-dire, de la présence d'un système de conduits très fins et disposés en réseau dans l'intérieur du protoplasma, nous appartient, puisque déjà en 1890, soit huit ans avant la communication de Golgi, nous avons décrit et dessiné un appareil tubulaire réticulé dans l'épaisseur des fibres musculaires des ailes et des pattes des insectes (4). Les recherches récentes de Veratti, Sanchez et Holmgren prouvent l'identité

(1) Ce travail a été déjà publié dans la *Revista de Medicina y Cirugía de la Facultad de Medicina de Madrid*, 28 febr. 1908, n° 12 et 13.

(2) *C. Golgi:* Intorno alla struttura delle cellule nervose. *Bollettino della Società medico-chirurgica di Pavia*, Sed. 19 Aprile 1898.

(3) *Holmgren:* Zur Kenntniss der Spinalganglienzellen des Kaninchen. *Anat. Anz.* Bd. XVI, 1889.

Et surtout: Beiträge zur Morphologie der Zelle. I et II partie. *Aus den Anatomischen Heften, herausgeg. v. R. Merkel u. R. Bonnet.* Helf. 75. Bd. 25. 1904.

(4) *Cajal:* Sobre la terminación de los nervios y tráqueas en los músculos de las alas de los insectos. Barcelona, 1.° Abril 1890. Voyez aussi: *Zeitschr. f. Mikrosk. u. mikrosk. Technik*, Bd. VII, 1890.

de cet appareil avec celui qui a été décrit par Golgi dans les corpuscules nerveux.

Nous ne voulons pas faire à present l'histoire de la découverte de l'appareil tubulaire du citoplasma. L'objet de ce travail est de décrire une méthode de coloration pour imprégner, chez les vertébrés, le système réticulaire intérieur dont nous parlons et aussi le réseau extérieur périmembraneux des neurones. Le voici :

1° Les morceaux d'organes nerveux ou épithéliaux (intestin, glandes, etc.) sont plongés pendant 24 à 48 heures dans le liquide suivant:

Formol	50
Acétone	50

Parfois nous ajoutons une ou deux gouttes d'ammoniaque.

2° Lavage dans l'eau pendant 4 à 6 heures pour en extraire le formol, et immersion des pièces (qui n'auront pas plus de 3 millimetres d'épaisseur) dans l'alcool ammoniacal.

Alcool absolu	50 c. c.
Ammoniaque	5 à 7 gouttes.

3° Les pièces restent 24 heures dans cette solution. Elles sont ensuite lavées rapidement (quelques secondes) dans de l'eau distillée et plongées, pendant quatre ou cinq jours, dans une solution de nitrate d'argent à 2 pour 100 qu'on tiendra à l'étuve à 35°.

4° Nouveau lavage rapide des pièces dans de l'eau distillée pour les débarrasser du nitrate d'argent superficiel, action du bain d'acide pyrogallique-formol (eau, 100, acide pyrogallique 1, formol 5) pendant une journée.

La réaction que l'on obtient est très profonde pourvu que l'épaisseur des morceaux ne soit pas excessif, et elle est positive, non seulement chez les animaux adultes, mais aussi chez les mammifères jeunes (chien, chat, lapin, cheval, etc.). En général, la réaction est plus constante et énergique chez les animaux grands (chien, chat) que chez les petits (lapin). Le nitrate d'argent est réduit seulement dans les conduits intérieurs du protoplasma, dans les faisceaux connectifs fins de la membrane adventice des capillaires (et de la charpente interstitielle du tissu musculaire lisse, des glandes, des nerfs, etc.) et parfois aussi dans le réseau péricellulaire des neurones. Par contre, les neurofibrilles et les arborisation nerveuses ne sont pas imprégnées. On obtient les meilleures préparations avec le cerveau, cervelet, moelle épinière, rétine, glandes (1) et intestin. L'imprégnation se fixe sur le contenu finement granuleux des conduits de

(1) Tont récemment notre assistant Cardenal a reussi à colorer à l'aide de cette méthode les conduits de Holmgren dans maintes glandes et surtout dans les capsules surrénales.

Golgi-Holmgren, dans lesquels on remarque des renflements fortement colorés et des étranglements pâles et presque pas visibles. Souvent la coloration n'est pas uniforme et il ne se colorent que les renflements du réticulum. Les résultats obtenus ressemblent à ceux de la méthode de Kopsch à l'acide osmique. Notre procédé a surtout l'avantage d'imprégner à la fois un grand nombre de cellules, sans exclure celles de petite taille, et de donner des colorations appropiées dans tous les centres nerveux et la plupart des épithéliums. Au contraire de ce qui arrive avec la méthode de Golgi et celle de Kopsch, il ne donne pas dans les ganglions d'imprégnations aussi bonnes que dans l'axe cérébro-spinal.

I

CONDUITS DE GOLGI-HOLMGREN

Voici quelques échantillons des imprégnations que l'on obtient dans les centres nerveux:

Moelle épinière.—Les résultats sont les mêmes que M. Golgi a obtenu à l'aide de sa méthode (1) et que ceux déjà publiés par nous (2). Tous les neurones medullaires renferment un réticulum tubulaire; dans les petites cellules les tubes se reduisent à quelques fines cavités, dans les grandes cellules au contraire ils forment un système compliqué de lacunes communiquantes étendu sur la presque totalité du protoplasma. Les corpuscules les plus petits (cellules de la substance de Rolando, etc.) ne présentent qu'une cripte, une lacune ou un petit tube droit incurbé placé à un côté du protoplasma.

Ependyme.—Comme il a été dèjà dit dans un autre travail, les cellules épithéliales de l'épendyme possèdent un système tubulaire d'une grande simplicité, formé par un, deux, tout au plus trois lacunes extrèmement petites en comunication entre elles et placées entre le noyau et la cavité ependymaire. Dans la fig. 1 a nous montrons que ces seins ou lacunes ne sont pas situées au même niveau dans tous les corpuscules épithéliaux; par suite de la situation des noyaux dans des plans quelque peu divers, les petits conduits se trouvent également placés à des hauteurs variées et ils s'allongent en sens radiaire lorsque le corps cellulaire s'effile en descendant. Parfois on voit poindre en déhors de la frontière épithéliale des petits neurones enclavés dans le massif epéndymal qui pré-

(1) *C. Golgi:* Sur la structure des cellules nerveuses de la moelle épinière. *Cinquantenaire de la Societe de Biol. de Paris* Vol. Jubilaire. 1899.

(2) *S. R. Cajal:* L'appàreil réticulaire de Golgi-Holmgren, &. *Travaux du Lab. de Rech. biol.* Tome V, 1907.

sentent un système tubulaire placé exclussivement ou presque exclusivement dans le pôle interne du protoplasma (fig. 1, c). Cette disposition particulière aux neurones embryonnaires rappelle celle que nous avons signalée dans les cellules nerveuses du *Lombricus*.

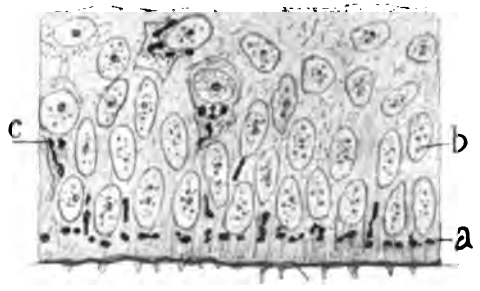


Fig. 1.—Morceau de l'épithélium épendymal de moelle épinière d'un chien de quelques jours. *a*, appareil de Golgi-Holmgren; *c*, petit neurone pourvu de quelques tubes placés dans le pôle ependymal du protoplasma.

Les meilleures imprégnations de l'épendyme s'obtiennent chez les animaux nouveau-nés ou âgés de quelques jours. Chez l'animal adulte l'appareil réticulaire apparait quelque peu rapetissé.

Vaisseaux capillaires.— Nous avons reussi à impregner chez les animaux jeunes le système tubulaire de l'endothélium des vaisseaux, principalement dans la moelle épinière, le cerveau, etc. Dans la fig. 2 on voit que cet appareil est réduit à deux ou trois seins ou lacunes très petites qui communiquent entre elles ou qui sont apparement discontinues et placées entre le noyau et la surface intérieure du vaisseau sanguin. On les rencontre presque toujours dans la portion du protoplasma accumulé dans le voisinage d'une des extrémités du noyau, parfois elles se placent séparement dans le voisinage des deux extrémités de cet organe; enfin, quoique plus rarement, les seins d'une région polaire s'unissent aux seins de la région opposée à l'aide de trabécules tangentielles. Chez l'adulte, l'appareil se concentre davantage et apparait sous la forme d'un grumeau ou d'une vésicule juxtanucleaire. Peut être il existe des travées et des diverticules qui ne se colorent pas ou qui se colorent d'une façon imparfaite.

Fig. 2. — Vaisseau capillaire sanguin de la moelle épinière du chat âgé de 8 jours. *a*, *b*, conduits de Holmgren des cellules endothéliales; *c*, conduits vus de front.

Cervelet.— Le système tubulaire est très développé dans les cellules de Purkinje où il se dispose sous la forme déjà décrite par Golgi et d'autres savants, savoir: sous forme d'un réseau compliqué de trabécules et de seins étendus dans le corps cellulaire et dans

une partie des grosses expansions radiaires (fig. 3, *A*). La zône corticale du protoplasma en est dépourvue.

Les autres cellules nerveuses du cervelet renferment aussi un appareil tubulaire mais bien moins compliqué. C'est ainsi que les curpuscules de corbeille ou cellules étoilées de la couche moléculaire présentent deux, trois ou plus diverticules communiquants placés exclussivement, dans les neurones petits, d'un côté du corps cellulaire, de préférence vers l'origine d'une grosse expansion radiale (fig. 3, *d*, *b*). Les éléments à dimension

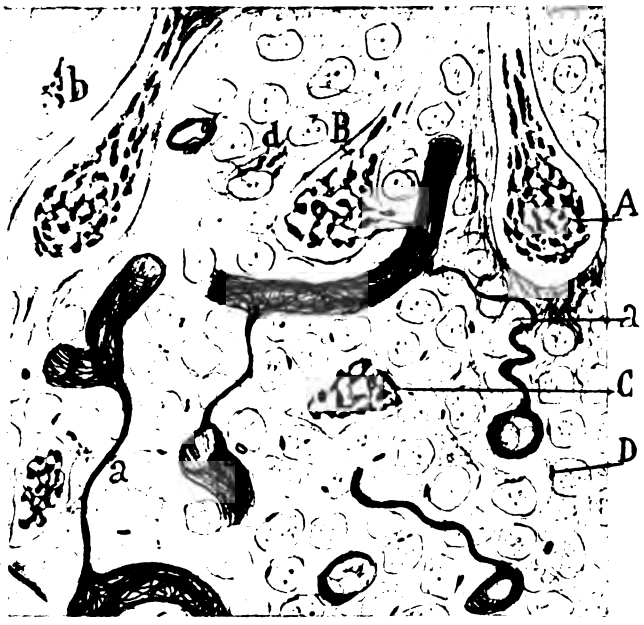


Fig. 3. — Coupe du cervelet du chien âgé de 25 jours. A, conduits de Golgi-Holmgren des cellules de Purkinje; B, cellule volumineuse à axone court; C, une autre appartenant à la couche des grains; D, petit diverticule placé dans le protoplasma des grains; *a*, faisseaux conjonctifs perforants; *b* et *d*, conduits de Holmgren des cellules à corbeille.

reduite placés dans la moitié extérieure de cette couche, présentent seulement un petit tube incurbé, parfois discontinu, qui contourne une partie du noyau.

L'appareil de Golgi-Holmgren des grains est encore plus simple et consiste en un diverticule extrêmement délicat, de forme tubulaire, très court, placé près du noyau (fig. 3, *D*) et généralement en face d'un térritoire protoplasmique rélativement abondant.

Finalement, les cellules à axone court, ou cellules de Golgi de la zône des grains offrent un appareil très visible avec quantité de seins et con-

duits qui remplissent une grande partie du corps cellulaire et pénètrent dans l'origine des expansions. Parmi toutes les cellules de ce type, celles qui se trouvent au niveau des corpuscules de Purkinje sont pourvues de l'appareil tubulaire le plus étendu et le plus robuste (fig. 3, *B*, *C*).

Cerveau.—Les revélations de la nouvelle méthode s'accordent avec les résultats obtenus par Soukanoff avec la méthode de Golgi et avec ceux que nous avons obtenu à l'aide de notre méthode du nitrate d'argent réduit (première formule). Les avantages du nouveau procédé sur les techniques employées jusqu'à present consistent en ce que l'imprégnation ne se borne pas aux cellules pyramidales, elle colore aussi les cellules d'axone court quelle que soit leur grandeur. Par exemple, on voit apparaître l'appareil tubulaire dans les cellules spéciales à axone court de la première couche tout aussi bien que dans les plus petits grains des zônes profondes. Il est à noter que les seins et cavités des petits neurones sont aussi moins volumineux et circonscrits à une zone polaire du protoplasma ; au contraire, dans les grandes cellules pyramidales, l'appareil tubulaire devient très compliqué, tout en se prolongant sur une étendue plus ou moins considérable le long de l'origine de l'expansion radiale (fig. 4).

Fig. 4. — Chien adulte. Appareil de Golgi-Holmgren d'une cellule pyramidale géante du cerveau.

Cependant, les seins et les tubes communiquants de l'appareil de Golgi-Holmgren des cellules à court axone différent un peu de ceux des cellules pyramidales. Comme nous le montrons dans la fig. 5 où nous avons reproduit deux grosses cellules à axone court du cerveau du chat adulte, le système tubulaire de ces éléments possède des conduits plus larges avec des anastomoses bien visibles, et ils se disposent dans le voisinage du noyau en laissant tout autour une zône corticale de protoplasma dépourvue de cavités. Dans certains endroits, les réseaux forment des lobules très sérrés qui paraissent nous montrer l'orientation des dendrites les plus importantes. Parfois un de ces lobules s'étend jusqu'à la naissance d'une grosse expansion.

Il n'en est pas de même dans les pyramides. Comme on peut le voir sur la fig. 4 le réseau tubulaire affecte une plus grande diffusion et il est

plus lâche, il s'étend sur presque tout le protoplasma et aussi sur la dendrite radiale dans laquelle pénètrent deux ou trois tubes terminés par de seins arrondis.

Dans plusieurs endroits, les ponts d'union de ces seins deviennent tellement minces qu'on dirait qu'ils n'existent plus. On ne voit jamais un diverticule se dirigeant vers l'axone.

Il est évident que le nombre de tubes varie selon le grandeur des pyramides. Dans les plus petites on ne rencontre que quelques lacunes périnucleaires concentrées du côté de l'expansion radiale.

Rétine. — Toutes les cellules ganglionnaires grandes de la rétine du chien et du chat adultes sont pourvues d'un système tubulaire fort compliqué et qui entoure totalement le noyau des grands neurones; tandis que dans les petites cellules il est plus simple et limité au pôle périphérique du protoplasma. Comme dans la plupart des cellules nerveuses, ces creux présentent deux aspects qui se rapportent peut-être à diverses phases fonctionelles : soit sous forme d'un réseau obscur à grosses trabécules parfaitement continues, soit sous forme de diverticules pâles dont les ponts d'union ne sont pas visibles ou ne le sont que d'une manière incomplète. On remarque aussi des transitions entre ces deux dispositions extrémes. On rencontre ces deux types dans des éléments de la même taille et morphologie.

Dans les autres cellules de la rétine (bâtonnets, cônes, cellules bipolaires, spongioblastes) nous n'avons pas pu surprendre jusqu'à present l'existence d'un appareil tubulaire.

II

RÉSEAU PÉRICELLULAIRE DIT DE GOLGI

Dans la communication déjà mentionnée, Golgi (1898) avait décrit aussi en dehors des neurones un réticulum à mailles épaisses et arrondies qui s'adapte exactement au contour cellulaire; d'après ce savant la substance dont il est formé n'est pas nerveuse, elle serait pareille à la neurokeratine. Cette gaine extérieure géneralement réticulée, peut affecter parfois la forme d'une enveloppe pleine, granuleuse et plus ou moins irregulière. Une telle decouverte a été confirmée par Donaggio (par une méthode spéciale) par Bethe, Held, Meyer, Wolff, Bielschowsky, Economo, etc. Par contre, les avis sont partagés quant à sa signification.

D'après Golgi, Donaggio, nous-même, v. Gehuchten, Held, Retzius, etc., ce réseau péricellulaire n'a pas une nature nerveuse et il ne se continue

jamais avec des fibres nerveuses terminales. D'après Bethe et ses élèves, au contraire, ce réseau est de nature nerveuse et identique, en son essence, aux nids péricellulaires il y a longtemps découverts par nous.

En laissant de côté cette question, qui à notre avis est définitivement tranchée en faveur de Golgi, Donaggio et Held, qu'il nous soit permis de nous entretenir sur un antécedent historique dédaigné ou inconnu des auteurs. Le réseau superficiel, appelé par Bethe et d'autres savants *réseau superficiel de Golgi*, a été décrit *en détail* par la première fois par le neurologiste italien à qui l'on doit aussi la généralisation de cette disposition à toutes les cellules nerveuses, ou du moins au plus grand nombre. Mais on nous permettra de dire que *le fait de l'existence d'une disposition réticulaire tout autour du neurone* n'a pas été découvert par Golgi; et nous pouvons en dire de même de la variété non réticulée de l'appareil péricellulaire colorable par le chromate d'argent. Ces deux faits réprésentent le fruit de nos anciennes recherches, et nous croyons, vu l'oubli dans lequel on nous laisse, qu'il est temps de documenter un peu cette page historique négligée par nous; car la modestie et la nonchalance doivent céder devant le respect que tous devons à la vérité historique.

Voici ce qu'en 1897, c'est-à-dire, un an avant l'apparition du travail de Golgi, nous disions à l'occasion de décrire les effets de la méthode d'Ehrlich sur les neurones du cerveau :

« Parfois le bleu de méthylène se dépose seulement sur la surface des cellules (fixateur de Bethe) et il en résulte une membrane bleue parsemée de vacuoles claires. Cet aspect réticulaire est souvent extrèmement beau dans les corps des pyramides colorées en arrosant simplement (avec le bleu) les coupes perpendiculaires fraiches. Non obstant, nous n'osons pas en conclure, sans des études ultérieures, *la structure fibrillaire et réticulée de la fine enveloppe des corpuscules nerveux* » (1).

D'où il résulte que, déjà en 1897, nous avons reussi à différencier à l'aide de la méthode d'Ehrlich, une couche réticulée dans le contour de la cellule, sans nous prononcer encore sur sa nature et signification physiologiques (2).

(1) Voici le texte espagnol auquel nous faissons allusion :

« A veces, el azul de metileno se deposita no más en la superficie de las células (fijador de Bethe), dibujándose una membrana azul sembrada de vacuolas claras. Este aspecto reticular es, con frecuencia, bellísimo en los cuerpos de las pirámides, teñidos á favor de lubrificación (con el azul) de cortes perpendiculares frescos. No nos atrevemos, sin embargo, á concluir, sin ulteriores estudios, la estructura fibrillar reticulada de la fina cubierta de los corpúsculos nerviosos ».

(2) *S. R. Cajal:* Las células de axon corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr.* Tomo II, 1897, fasc. 3, pag. 127.

Quant à la couche péricellulaire non réticulée, elle a été décrite rien moins qu'en 1890 (1), dans une de nos monographies sur le cervelet: «Il s'agit, disions nous, d'une couche granuleuse péricellulaire qui se colore en brun ou jaune par le chromate d'argent. Cette couche forme une bourse très inégale avec des empreintes dues probablement à la présence des pinceaux descendants (nids des arborisations nerveuses)».

Loin de nous de prétendre diminuer en rien le mérite de Golgi (et postérieurement de Bethe, Donaggio et Held) Ces savants ont precisé des détails descriptifs du réticulm superficiel, ils ont determiné sa véritable position et ont eu le merite de le généraliser à un grand nombre de neurones. Mais il faut aussi pratiquer le *suum quique* et restaurer fidelement les antécédents historiques de la question.

Le fait d'imprégner ce réticulum à l'aide de la formule mentionnée ci-dessus, est encore un argument à l'appui de la nature non nerveuse de réseau dit de Golgi. En effet, le procédé qu'on emploie pour le colorer n'impregne nullement ni les arborisations péricellulaires ni la charpente neurofibrillaire. Comme on peut voir sur la fig. 5, A, B, la substance qui forme les trabécules du réticulum superficiel présente un aspect finement granuleux, brun foncé, qui se détâche parfaitement sur le fond clair incolore du protoplasma cellulaire; les mailles, de grandeur inégale, sont étroites et plus ou moins arrondies; finalement cette gaine réticulée s'étend le long des dendrites jusqu'à leurs divisions tertiaires, tout en disparaissant graduellement avant d'arriver aux extrêmitées terminales. Dans quelques corpuscules, la gaine réticulée envahit l'axone; elle s'y condense et s'obscurcit pour cesser tout d'un coup à l'endroit où la myéline apparait (fig. 5, *a*). Cet arrét brusque permet de différencier l'axone des dendrites.

Nous tenons aussi à signaler un fait assez intéressant sur l'imprégnation de la bourse réticulaire. Cette gaine apparaît dans nos préparations de cerveau de chien, chat et homme seulement dans les cellules à axone court; quelle que soit leur dimension on ne la trouve jamais dans les pyramides ou dans les cellules à axone long.

Pour être surs de ce que les corpuscules pourvus de réticulum appartiennent à la catégorie de cellules à axone court (types à axone ascendant, transversal ou descendant) et non pas à des cellules de projection ou d'association à distance, il n'y à qu'a remarquer la morphologie cellulaire, identique à celle des corpuscules de Golgi, leur dissémination, qui rappelle complètement celle des cellules de Golgi, dans les préparations au bleu de méthylène, et finalement la direction du cylindre-axe qui est

(1) *S. R. Cajal:* A propos de certains éléments bipolaires du cervelet, etc. *Internat. Monatschr f. Anat. u. Phys.* Bd. VII, Heft. 11, 1890.

souvent ascendant, horizontale ou oblique. Dans la fig. 5 nous reproduisons un élément à cylindre axe ascendant qui est le type de la plupart des neurones pourvus de ce réseau. Néanmoins nous ne pretendons pas nier par cela la présence de la membrane réticulaire dans les neurones à axone long; il pourrait se faire que notre procédé soit incapable de la déceler.

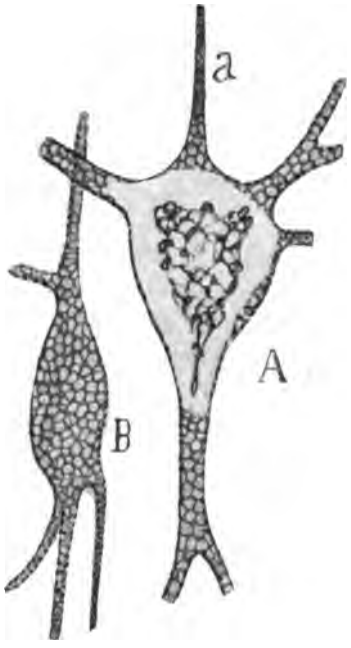


Fig. 5.—Deux cellules à axone court du chat adulte. A, neurone à axone ascendant; B, cellule à axone descendant; *a*, axone.

Nous ajouterons que ces corpuscules dans lesquels on imprégne simultanément l'appareil tubulaire et le réseau extérieur, se caractérisent aussi, comme nous venons de le dire, par la disposition particulière des conduits de Golgi-Holmgren.

Dans nos préparations il apparait encore un réseau pâle et diffus placé dans les interstices cellulaires et prolongé jusque dans l'épaisseur de la substance blanche. Ce réticulum à mailles polygonales étroites ressemble ceux qui ont été signalés par Bethe dans la substance blanche et grise. A notre avis, non seulement le réticulum intercellulaire décrit par ce savant, mais aussi le réticulum que nous avons trouvé dans nos préparations, sont le résultat de l'action coagulante des réactifs fixateurs sur la substance ou ciment interstitiel ou sur un liquide qui aurait pu être exsudé par les cellules pendant leur retraction.

Finalement, ni les réseaux péricellulaires ni les tubes de Golgi-Holmgren se rencontrent jamais dans les cellules névrogliques.

Pour le moment c'est assez. Dans un autre travail nous nous occuperons de la signification probable du réseau superficiel.

III

TISSU CONJONCTIF INTERSTICIEL ET PÉRIVASCULAIRE

La couche adventice des artères et gros capillaires des centres nerveux a été observée par plusieurs auteurs tels que Kölliker, Obersteiner, Roberston, &. Sa structure ne diffère pas essentiellement de celle de la couche conjonctive des vaisseaux des autres tissus. Mais les méthodes que l'on avait employé jusqu'ici pour l'étude de cette formation connective, ne sont pas trop expressives et partant on n'est pas sur, si les auteurs ont pu réellement surprendre les filaments connectifs les plus tenus de la couche adventice. Heureusement, la formule d'imprégnation décrite ci-dessus nous permet de pratiquer une très bonne analyse du tissu conjonctif périvasculaire et intervasculaire. En effet, dans les bonnes préparations celui-ci se détache vigoureusement en brun ou noir sur le fond du capillaire et la substance nerveuse peu ou pas colorée. La méthode à l'acroleine fournit aussi des bons résultats (1).

On sait que les capillaire sanguins des centres nerveux appartiennent à deux catégories: les uns, tres fins, reduits à la couche endothéliale, manquent partant de couche adventice; les autres, les capillaires de moyen et gros calibre, sont pourvus d'une couche connective plus ou moins riche en faisceaux.

Nous n'avons rien à dire des capillaires les plus fins. Dans nos préparations, de même que dans les préparations ordinaires, ils se présentent lisses sans fibres musculaires et sans aucun vestige d'une charpente connective sur l'endothélium. Mais, les capillaires moyens et gros et ceux où la tunique musculaire ne s'est pas encore developpée, possèdent un renforcement collagène dont la richesse et l'épaisseur varient avec le calibre du vaisseaux. Ainsi dans la fig. 6 A les gros capillaires sont cotoyés par des robustes faisceaux collagènes à contours flexueux qui, après s'être divisés en route, passent aux conduits sanguins plus fins. Au fur et à mesure que ces faisceaux se ramifient, ils deviennent plus grêles et à la fin il ne reste qu'un plexus terminal dont les trabécules sont souvent orientées obliquement ou transversalement à l'axe du capillaire. Il n'est pas rare de voir quelques unes de ces fibres terminales décrivant des spirales autour des capillaires plus petits. Finalement, la limite entre les capillaires pourvus d'adventice et les capillaires qui n'en possédent pas est

(1) *Cajal:* Quelques formules &. *Trav. du Lab.* Tom. V, fasc. IV, pag. 226, 1997.

indiquée par la rareté des faisceaux et par leur extrême délicatesse; en outre dans ces lieux ils n'entourent que des portions restreintes de l'endothélium.

Dans les figs. 3, *a* et 6 *a*, *c*, nous montrons un fait morphologique qui a échappé à l'atention des auteurs, à l'exception de Robertson qui en fait mention en s'occupant de la charpente connective du cerveau (1). Dans nos préparations nous avons rencontré ce fait, non seulement dans le cerveau, mais aussi dans le cervelet, bulbe et moelle épinière (homme,

Fig. 6. — Morceau de substance grise de la moelle du chien presque adulte. A, faisceaux conjonctifs constituant la membrane adventice d'un vaisseau capillaire sanguin; B, petit capillaire pourvu d'une adventice très mince; *a*, gros faisceau conjonctif communicant; *b*, *c*. faisceaux anastomotiques délicats.

chat, chien) et on peut le considérer comme une disposition générale du réseau capillaire. Nous parlons de l'existence de faisceaux connectifs de longueur et d'épaiseur variables qui abandonnent la couche adventice d'un capillaire, croisent librement, suivant un trajet droit ou flexueux, les territoires nerveux et finalement se continuent avec la couche adventice d'un autre vaisseau sanguin. Les fibres qui forment ces faisceaux anas-

(1) *Robertson:* A Textbook of Pathologie in relation to mental disease, Edinburgh, 1900 (cité par Oberteiner). Il semble que Robertson a vu dans les vaisseaux capillaires du cerveau, teints par son procédé de coloration platinique, de fines et grosses fibres conjonctives disposées en mailles et lesquelles traversent quelquefois isolées la substance grise pour se continuer avec celles appartennant à l'adventice d'autres capillaires.

tomotiques, dans le point de leur origine ainsi que dans la région de leur terminaison, peuvent émaner, soit d'un seul faisceau de fibres collagènes soit de faisceaux de la couche adventice venant de direction diverses. Chez le chien et le chat on rencontre des faisceaux perforants extrêmement grêles, généralement courts (*b*, *c*), et des faisceaux épais, denses d'une longueur modérée (fig. 6 *a*). Ces fibres perforantes montrent la même structure et propriétés chimiques que les faisceaux conjonctifs de l'adventice.

Du reste, la formule d'imprégnation dont nous nons occupons colore très bien le tissu conjonctif périvasculaire de tous les organes. Elle imprégne aussi fort intensivement en café on en brun noir la charpente réticulée des ganglions lymphatiques, de la rate, de la muqueuse digestive, du tissu musculaire à fibre lisse, &, rivalisant et parfois supérant aux autres méthodes de recherches (à celle de Mall, par exemple). En général, le nitrate d'argent colore en brun clair le tissu conjonctif ordinaire tandis qu'il donne une nuance brune noire et même noire intense à la fine charpente de tissu citogène et à l'adventice des vaisseaux capillaires. Ces différences très accentuées de couleur doivent correspondre à des proprietés chimiques diverses.

SUR LA SIGNIFICATION DES CELLULES VASO-FORMATIVES DE RANVIER

QUELQUES ANTÉCÉDENS BIBLIOGRAPHIQUES IGNORÉS DES AUTEURS

PAR

S. R. CAJAL

Grâce aux travaux de Renaut (1) et de J. Jolly (2) on a ressucité ces lernières années la question de la signification des *cellules vaso-formati-ves* de Ranvier. A part leur mérite indiscutable, ces recherches tendent à presenter comme nouvelle, une opinion formulée il a déjà bien des années par S. Mayer et par nous, savoir: que ces cellules, qui contiennent à leur intérieur des gluboles rouges adultes et sans noyau, ne sont point les cellules mésodermiques géantes, destinées à la formation simultanée de vaisseaux et d'erythrocytes, mais des tronçons isolés d'un réseau de capilaires en voie de réabsortion. Mais avant de continuer, il est nécessaire de présenter ici quelques données historiques que la plupart des histologistes paraissent avoir oublié, bien qu'elles soient publiées dans des livres et des revues connues de tout le monde.

Plusieurs auteurs tels que Weber, Gerlach, Funke, &., surprirent dans divers tissus, principalement dans le foie et dans la rate, des cellules qui renfermaient des globules rouges. Cette trouvaille faite à une époque où le travaux de Neumann sur les cellules rouges à noyau de la moelle osseuse n'avaient pas encore paru, fit surgir la théorie selon laquelle les globules rouges se formeraient par différenciation dans l'intérieur de certains corpuscules connectifs ou glandulaires. Mais la découverte de la génèse des globules rouges chez l'embryon, et l'apparition d'erythrocytes nuclées en voie de multiplication dans la moelle osseuse des animaux adultes, nous obligea de rejeter cette théorie qui était en contradiction

(1) *J. Renaut:* Sur la variation modélante des vaisseaux sanguins. *Compt. rend. de l'Association des anatomistes*, 3e session. Lyon, 1901.

(2) *J. Jolly:* Sur les cellules vaso-formatives et sur la prétendue formation intracellulaire des globules rouges des mammifères. *Compt. rend. des Séances de la Soc. de Biol.*, 28 Juillet, 1906.

manifeste avec les faits d'histogénese les mieux établis. C'est ainsi, que depuis ce moment les cellules pourvues de globules rouges ou de débris de globules rouges intraprotoplasmiques furent considérées comme des leucocytes qui avaient fagocité (on ne connaissait pas encore le terme phagocytose, mais on n'ignorait point le phénomène qu'il exprime), des corpuscules sanguins inutiles ou vieillis. (Kölliker et d'autres).

Malgrè l'invraisemblance de cette doctrine, elle fut défendue par Schäffer (1) et par Ranvier (2) en se basant sur de nouvelles observations. Schäffer crut trouver dans le tissu conjonctif sous cutané des jeunes rats, des cellules géantes qui à leur intérieur produisent, par une sorte de sécrétion, de véritables globules rouges; Ranvier, à l'aide d'observations faites sur le grand épiplon du lapin jeune, vint à admettre l'existence de grandes cellules fusiformes ou étoilées, les *cellules vaso formatives*, dont le protoplasma marginal donnerait lieu aux vaisseaux et dont la substance centrale formerait par différenciation des globules rouges adultes, c'est-à-dire, dépourvus de noyau. Ces cellules s'allongent; d'abord dans leur intérieur se creuse un conduit; puis elles s'anastomosent avec le réseau vasculaire. De cette manière l'arbre sanguin s'accroit dans sa périphérie et en même temps la quantité de sang augmente. D'après Ranvier, ces phénomènes auraient lieu non seulement dans le grand épiplon, maiss aussi dans tous les organes en évolution.

Cette théorie fût acceptée presque sans discussion par les nombreux élèves de Ranvier et elle fût employée pour expliquer, la génèse des vaisseaux et du sang pendant la période embryonnaire et la néoformation vasculaire des blessures et inflammations.

Seule la grande autorité de Ranvier put imposer une interprétation tellement parodaxale et faire taire la critique scientifique. Le pouvoir suggestif du distingué histologue français était tellement puissant, que depuis l'époque à laquelle la théorie fût formulée (1874) jusqu'à il y a deux ou trois ans, personne ne voulut entendre, ni en France ni en dehors d'elle, les rares investigateurs qui, au nom de la logique scientifique et de l'observation impartielle, protestèrent énergiquement d'une conception qui ruinait les bases de l'histogénèse en niant ou en faussant des faits si évidents tels que l'individualité cellulaire des globules rouges dans la série animale et la présence d'un noyau dans les erythrocytes embryonnaires.

Lorsqu'en 1886 (3) à l'aide d'observations précises et concluantes nous

(1) *Schäffer:* Note on the intracellular développement of blood corpuscules in Mammalia. *Proced. of the Royal Society of London*, vol. XXII, 1874, pag. 248.

(2) *Ranvier:* Traité technique d'histologie, pag. 265 et suivantes. Voyez aussi: Du développement et de l'accroisement des vaisseaux sanguins. *Arch. de Phys.*, 1874.

(3) *S. R Cajal:* Manual de histología normal y técnica micrográfica. Valencia, Cuad. 4.° (cristalino, tejido córneo y sangre), Junio de 1886.

fîmes la critique de la théorie de Ranvier, nous croyions que nous étions les prémiers à douter des dogmes du grand pontife de l'histologie française. Nous nous trompions. Deux savants distingués, le professeur S. Meyer de Prague et F. u K. Hoggan de Londres nous avaient précédé sur cette voie.

Dans une étude excellente sur l'histologie et la physiologie du système vasculaire, en parlant Mayer (1) de la néoformation et des phénomènes de regréssion des capillaires (ce sont deux processus qu'on trouve souvent combinés chez les embryons et chez les animaux jeunes) il dit textuellement:

«Le nombre et les particularités des dispositions dues à la regréssion des réseaux capillaires n'ont pas attiré l'attention des auteurs. D'après nous, les cellules vasoformatives de Ranvier, que cet auteur, Leboucq et d'autres considèrent comme étant le point de depart d'une néoformation vasculaire sans continuité originaire avec les vaisseaux prééxistants, sont en relation, non pas avec cette néoformation, mais au contraire, avec la regréssion ou destruction des vaisseaux sanguins comme il a été remarqué depuis longtemps par G. et F. Hoggan (2).

Déjà en 1878, Pouchet et Tourneaux (3), après avoir constaté l'existence des célèbres cellules vasoformatives dans les taches laiteuses du mésentère du lapin, ils mirent en doute l'hypothèse de Ranvier. «Il faut noter disaient ils, que ces faits, si réellement leur existence etait prouvée, sont en contradiction avec tout ce que nous savons aujourd'hui sur le développement de la plupart des organes..... L'existence de cellules angioplastiques ou hematoblastes (les cellules vasoformatives), même sous forme d'un réseau, est facile à constater dans les taches laiteuses. Il est nécessaire maintenant de prouver que ces cellules n'ont jamais été en connexion avec les autres hematoblastes aux dépens desquels se sont formés les capillaires préexistants du mésentère. Cette démonstration n'a pas été faite d'une façon qui puisse convaincre. Au contraire, certains préparations paraissent démontrer que ce réseau angioplastique se continue quelque part avec un capillaire plus ou moins éloigné. Il pourrait même arriver très bien que ce lien génésique soit rompu de bonne heure et que la masse angioplastique isolée continue de s'accroître jusqu'au jour où

(1) *S. Mayer:* Studien zur Histologie und Physiologie des Blutgefässystems, *Vorläufige Mittheilung. Anzeiger des K. Akademie der Wissenschaften in Wien*, 1882.

— Ueber die Blutgefässe im Schwanze der Batrachierlarven, *Akad. der Wiss., in Wien*, Bd. 80, 1885.

(2) *F. u. E. Hoggan:* On the developement and regrésion of blood vessels. *Journ. R. micros. Soc.*, vol. III, 1880.

(3) *Pouchet et J. Tourneaux:* Précis d'histologie humaine et d'histogénie, 2e edition. Paris 1878, pag. 243.

quelqu'un de ses prolongements ne rencontre un capillaire pour s'y insérer».

«.....De cette façon, c'est-à-dire, par un phénomène de regréssion (comme on en voit dans les capillaires des larves des batraciens), on pourrait expliquer la présence de globules rouges adultes, c'est-à-dire, sans noyau, dans des cavités closes dépendantes de ces cellules angioplastiques».

Comme on peut le voir, Pouchet et Tourneaux se rapprochèrent beaucoup de la vérité, et il ne leur manquait pour la posséder toute entière que de rejeter leur hypothèse selon laquelle les cellules vasoformatives seraient capables de croître et de se greffer sur les capillaires d'où elles provenaient.

Nos observations, que nous avons fait sans connaître les travaux de ces savants, ont ajouté de détails qui, d'après nous, sont très importants et decissifs pour resoudre le problème de la signification des cellules vasoformatives.

Dans nos travaux nous ne nous sommes pas bornés à établir le caractère regréssif de ces amas isolés du réseau vasculaire, nous avons démontré en outre, la présence parfaitement sure, de globules rouges adultes disposés en colonnes, et la présence de leucocytes et de plaquettes. Et dans des dessins très nets nous avons également réproduit des exemples typiques de ces dispositions (fig. 1).

Avant d'avoir publié notre travail sur ce sujet, on pouvait admettre la théorie de Ranvier comme une hypothèse plus ou moins vraisemblable quoique un peu paradoxale; mais son acceptation après la connaissance des fais nouveaux, c'est-à-dire, après avoir trouvé dans l'intérieur des cellules vasoformatives tous les éléments constitutifs du sang, aurait été le comble de la credulité et de la naïveté scientifique. Malheureusement, notre travail publié dans un ouvrage espagnol d'histologie ne fut pas connu des savants, et ce n'est que maintenant, vingt et un ans après sa publication, que plusieurs auteurs s'aperçoivent de la contradiction qui existe entre la théorie de Ranvier et les faits les plus vulgaires de l'histogènese.

Voici le texte en question:

«D'après Ranvier, les globules rouges se forment après la naissance, dans l'intérieur de cellules spéciales. C'est ce qu'on voit dans le grand epiplon du lapin de dix à vingt jours. Dans certains endroits de ce repli péritoneal (dans les taches laiteuses), on trouve à côté des capillaires pourvus d'un bourgeon de croissance, certaines cellules appelées par Ranvier cellules vasoformatives, de forme cylindrique ou irregulière, à extrémités effilées, souvent ramifiées et en voie de croissance. Dans l'épaisseur de cés éléments aurait lieu la formation des globules rouges, comme les

gouttelettes de graisse se forment dans les cellules adipeuses. Ces globules rouges sont biconcaves, leur grandeur et leurs propriétés physico-chimiques sont les mêmes que celles des globules adultes en circulation».

«Finalement, les extrémités des cellules vasoformatives continueraient à s'accroître jusqu'à leur fusion avec le réseau des capillaires; de cette façon les globules contenus dans les cellules vasoformatives se déversent dans la circulation générale».

«Nous avons étudié les réseaux vasoformatifs chez le lapin de dix,

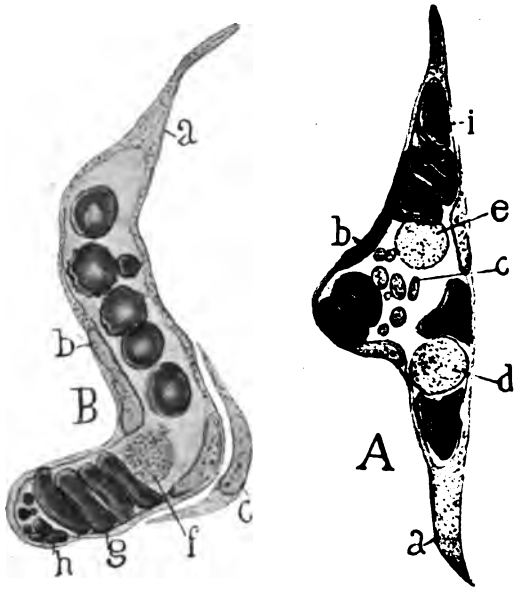


Fig. 1. — Cellules vasoformatives prises de l'épiplon du lapin âgé de 15 jours. Examen dans le sérum artificiel. A, cellule qui renferme dans son interieur des hematies, leucocytes *(d, e)* et plaquettes *(c)*; B, une autre dont les hematies *(g)* sont disposés en colonnes; *a*, prolongement protoplasmique; *c*, cellule conjonctive perivasculaire.

quince et vingt jours et nous n'avons pas contrôlée la théorie de Ranvier. Nul doute qu'on recontre dans l'épiplon du lapin des cellules cylindriques fermées et totalement séparées du réseau des capillaires et il est aussi évident que leur intérieur renferme des véritables globules rouges; ceci ne signifie pourtant pas que ces globules aient été formés dans l'intérieur du protoplasma comme une inclusion quelconque. D'après nous, ces amas plus ou moins cylindriques réprésentent seulement des restes de réseaux capillaires isolés de la circulation génerale par l'atrophie et l'absorption des ponts d'union. Ce processus, identique en principe à celui qui a lieu pendant la vie embryonnaire avec certaines

formations vasculaires (disparitions de certains arcs aortiques, de la capsule vasculaire du cristallin, du conduit de Cuvier gauche, d'une partie des veines umbilicales, etc.) peut s'expliquer parfaitement en se rappellant le défaut de vascularisation et le grand nombre de perforations qui caractérisent l'épiplon adulte (l'épiplon du lapin nouveaux-né possède une grande richesse de capillaires et il n'est pas perforé).

»Voici quelques observations à l'appui de cette explication :

»1° Dans l'intérieur des cellules vasoformatives absolument isolées nous avons recontré plusieurs fois, non seulement une grande quantité de globules rouges, mais aussi des leucocytes et des plaquettes, de la même grandeur, forme et propriétés que les éléments qui circulent dans le sang».

«On pourrait admettre, peut-être, qu'une cellule puisse former dans son intérieur des globules rouges, puisque ces corpuscules ne sont pas des vraies cellules; mais il est trop invraisemblable d'admettre qu'un protoplasma quelconque possède la propriété de produire simultanement des leucocytes parfaits à noyau lobulé, des globules rouges en forme de disques, des plaquettes et de cellules endothéliales, en un mot, tous les éléments des vaisseaux et du sang; en procédant ainsi on crée inutilement un nouveau mode de formation contraire à toutes les lois génétiques connues».

«2° Il etait naturel de supposer que si les globules rouges etaient formés dans le sein du protoplasma ils devraient posséder une forme sphéroïdale et renfermer un noyau comme celui des globules embryonnaires; il n'en est rien, les globules renfermés dans ces cellules sont discoïdes, n'ont pas de noyau et ils présentent la même forme et la même composition chimique que les globules adultes. Parfois ils sont fragmentés mais ce n'est que dans les cellules fortement retractées; du reste cette fragmentation a lieu également dans les globules normaux».

«3° Les globules rouges des cellules vasoformatives se trouvent souvent amoncelés en colonnes sérrées. Parfois, en s'acumulant en des amas il produisent une cavité vasculaire considérable et ils apparaissent tellement sérrées qu'on ne peut à peine distinguer leurs contours. Ces dispositions qui reproduisent exactement ce qu'on observe dans les globules rouges des capillaires normaux sont difficiles à expliquer par la théorie de Ranvier».

«4° La structure des cellules vasoformatives est très compliquée et identique à celle des capillaires parfaits».

«5° Entre les cellules vasoformatives isolées et les réseaux permeables on rencontre toujours des restes de cellules allongées ou des cordon pleins sans globules rouges, qui, examinés à un faible grossisement paraissent

continuer le réseau capillaire général. D'après nous, ces cordons sont des réliques cellulaires de capillaires disparus. On trouve toute sorte de formes de transition entre cette phase et le commencement d'etranglement capilaire qui nous annonce l'isolement d'une partie du réseau».

Tel est le texte ignoré des savants qui fût publie en 1886. Faissons remarquer que nous y consignâmes les mêmes conclusions que dans les travaux récents de Renaut et Jolly Nous ajoutons ici les figures anexéss à notre description (fig. 1). Comme on peut le noter, elles sont très expressives montrant clairement les colonnes d'hematies (*g*), les leucocytes (*e*, *d*) et les plaquettes (*c*).

Somme toute: l' interpretation selon laquelle les cellules vasoformatives ne sont que des capillaires préexistants en voie de regréssion appartient á Hoggan et surtout à Mayer. Mais les preuves indiscutables et definitives de cette conception, nous croyons les avoir fournies en démontrant l'existence réelle de leucocytes, plaquettes et d'amoncellements de globules rouges dans quelques cellules vasoformatives.

EL GANGLIO INTERSTICIAL DEL FASCÍCULO LONGITUDINAL POSTERIOR

EN EL HOMBRE Y DIVERSOS VERTEBRADOS (1)

POR

S. RAMÓN CAJAL

Con el nombre de *ganglio intersticial*, hemos descrito hace algunos años un foco de células gigantes diseminadas, situado encima del núcleo rojo, delante del fascículo longitudinal posterior, en plena substancia reticular de la calota y en plano más proximal que el núcleo del nervio motor ocular común. El interés de este ganglio bulbar estriba en que los recios axones brotados de sus neuronas, ingresan en el *fascículo longitudinal posterior* homolateral, donde constituyen importante y robusta vía descendente.

Algún tiempo después (2), habiendo aplicado el método del nitrato de plata reducido al análisis del bulbo de las aves, pudimos comprobar con perfecta claridad en estos vertebrados, la presencia del *foco intersticial*, que ocupa exactamente la misma posición que en los mamíferos. Sus neuronas multipolares y gigantescas dirigen igualmente el axon al cordón longitudinal posterior, dentro del cual destacan por su gran robustez. Resulta, pues, que tanto en las aves como en los mamíferos, el fascículo longitudinal posterior recibe del núcleo intersticial un considerable contingente de fibras descendentes homolaterales. La comparación de una serie de cortes frontales del bulbo de ave (pájaros de pocos días), prueba que esta vía descendente, fácil de reconocer por lo colosal de sus axones, baja hasta la médula espinal.

El *ganglio intersticial* á que aludimos, no corresponde, que sepamos, á ninguno de los focos de origen ó de conexión superior del fascículo longitudinal posterior, señalados hasta ahora en los mamíferos. Como es sabido, v. Gehuchten demostró por primera vez en los peces, y poste-

(1) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc. Madrid, 1895. Véase sobre todo: Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tomo II, parte 1.ª Madrid, 1904.

(2) *Cajal:* Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario, etc. *Trabajos del Lab. de Investig. biol.* Tomo III, cuad. 1.º, 1904.

riormente en los batracios, la existencia de un foco mesocefálico de células voluminosas, cuyos axones homolaterales descienden é ingresan también en el fascículo longitudinal posterior. Pero cuando se trata de averiguar cuál es el foco del mesocéfalo de los mamíferos á que corresponde el mencionado ganglio de los peces (*núcleo superior del fasc. long. pos.*), v. Gehuchten no disipa nuestras dudas. Así, en sus recientes publicaciones, ni lo describe ni lo dibuja. Solamente en su obra de conjunto (1), aludiendo al mencionado núcleo, nos dice: «Il resulte des recherches expérimentales de Probst, de Lewandowsky et des nôtres qu'un certain nombre de fibres descendantes (del *fasc. long. post.*) proviennent d'une petite masse grise située dans le voisinage de la commissure blanche postérieure du diencéphale. Ces fibres se laissent paursuivre, à travers toute la longueur du tronc cérébral, jusque dans le cordon antérieur de la moelle. Ce noyau gris correspond, sans aucun doute *au noyau supérieur du faciceau longitudinal posterieur* que nous avons decrit chez les poissons et les batraciens».

Como se ve, la descripción es harto vaga para que podamos determinar cuál sea la masa gris á que v. Gehuchten alude; parece, sin embargo, verosímil que se trate del *foco de Darkchewitsch*, llamado por Kölliker *núcleo de la comisura*, ó acaso del acúmulo gris que Edinger figura y designa *núcleo de la comisura posterior*.

Tampoco nos parece nuestro *foco intersticial* idéntico al núcleo que Edinger señala en los vertebrados inferiores y que describe también en el hombre con el nombre de *foco superior del fascículo longitudinal posterior*. En efecto, consultando las descripciones del ilustre neurólogo de Frankfurt, y sobre todo, el esquema de la pág. 249 de su obra de conjunto (2), se deduce que este sabio admite dos diferentes ganglios superiores de origen de las fibras descendentes del fascículo que nos ocupa. El foco más alto, designado *núcleo del fasc. long. post.*, hállase delante y á distancia de la comisura posterior, es decir, en pleno tálamo, originando un sistema de fibras descendentes cruzadas; el otro foco, más distal, corresponde á los lados de la comisura y emite también fibras decusadas (fibras de la comisura posterior), las cuales, una vez bifurcadas, envían una de sus ramas al fascículo longitudinal del lado opuesto. De donde resulta que si el foco inferior podría en rigor corresponder á la *masa gris* de que habla v. Gehuchten, el superior representa un ganglio especial imposible de homologizar ni con nuestro *foco intersticial*

(1) *Van Gehuchten*: Anatomie du système nerveux de l'homme. 4° édition, 1906, página 329 y siguientes.

(2) *Edinger*: Vorlesungen uber den Bau des Nervossen Centralorgane, 5 Aufl. Bd. I. 1904, fig. 187.

(situado en plena calota y encima del núcleo rojo) ni, según veremos luego, con el ganglio de células gigantes descubierto por v. Gehuchten en el mesencéfalo de los peces.

Extraño asimismo resulta el foco intersticial al núcleo de Darkschewitsch, el cual, según Kramer y Kölliker, entraría en conexión con el cabo alto del *fascículo long. post.* Prueba irrecusable de ello son los cortes que pasan por delante del núcleo del motor ocular común, en donde aparecen bien separados ambos focos, el foco intersticial y el de Darkschewitsch; siendo de notar que la posición respectiva de estos ganglios es muy diferente, puesto que mientras el último reside cerca del acueducto y exhibe diminutas y apretadas neuronas, el foco intersticial habita delante del *fascículo long. post.* y consta de colosales y diseminadas células.

Por su parte Held ha señalado también cerca de la comisura posterior y en torno del acueducto, focos neuronales de axon descendente incorporado al fascículo longitudinal posterior. Pero las descripciones hàrto sucintas y las figuras excesivamente esquemáticas dadas por este sabio, no permiten fijar la real posición de dichos núcleos. Así, por ejemplo, nos inclinamos á pensar que el *foco supero-lateral de Flechsig*, dibujado por Held, como una de las fuentes principales del fascículo que nos ocupa, es cosa diferente del núcleo intersticial. En efecto, en el citado esquema el *núcleo supero-lateral de Flechsig*, aparece por encima del que Held designa *n. sup. del III par* (probablemente idéntico al de Darkschewitsch), y en la inmediación del acueducto de Silvio, cuando, según dejamos apuntado, nuestro foco se halla diseminado en la substancia reticular de la calota, y aparece separado de la substancia gris periacueductal, mediante la interposición de los haces del cabo superior del fascículo longitudinal.

En las aves, según hemos mostrado en otro trabajo, el citado núcleo ocupa la misma posición que en los mamíferos; es decir, que aparece bien desarrollado en los cortes que pasan por delante del motor acular común, é interesan el extremo anterior del núcleo rojo. En dichos animales se advierte además que su posición es dorsal con relación á este último ganglio, cuyas neuronas, dicho sea de pasada, ofrecen menor dimensión que las de aquél.

En general, los autores han consagrado poca atención al estudio del ganglio intersticial. Que nosotros sepamos, nadie ha tratado de comprobarlo ni en las aves ni en los mamíferos. Hasta neurólogos tan bien informados como v. Gehuchten, omiten su descripción. En su importante

(1) *Held:* Die Beziehungen des Vorderseitenstranges zu Mittel-und Hinterhirn. *Abhandl der math. phys. Cl. des Konigl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch.* Leipzig, 1892.
(2) *Held:* Die centrale Gehörleitung. *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abtheil.*, 1898.

obra de conjunto sobre el sistema nervioso (1), parece desconocer nuestros últimos trabajos sobre el argumento, y hasta las noticias que damos sobre dicho foco y sus conexiones con la comisura posterior en nuestra obra sobre la Histología del sistema nervioso. No es extraño, pues, que nos atribuya la opinión de que el fascículo longitudinal posterior encierra solamente fibras ascendentes sensitivas, como si nosotros no hubiéramos admitido también, de acuerdo con él, la existencia de fibras descendentes nacidas en ganglios superiores, ya vestibulares ya mesocefálicos (nuestro foco intersticial). Según el eminente neurólogo belga, las fibras descendentes demostradas por él en los peces y batracios, poseerían carácter motor y transmitirían á los núcleos motores del cerebro medio, bulbo y médula espinal las impresiones recolectadas por sus células de origen en la esfera vestibular; dictamen que, lejos de hallarse en oposición con nuestras ideas, concuerda en principio con cuanto llevamos expuesto sobre la constitución y conexiones del fascículo longitudinal posterior (2).

La poca diligencia de los neurólogos en la comprobación del foco intersticial, ha obedecido, en nuestro concepto, á dos motivos. Es el primero, la inconstancia del método de Golgi, en virtud de la cual resulta difícil lograr en los mamíferos preparaciones que permitan sorprender la génesis de una vía nerviosa. Quizás se ha pensado que, víctimas de un error, nosotros hemos tomado, por ejemplo, fibras arciformes emanadas de la substancia reticular de la calota ó del núcleo rojo, por conductores productores del fascículo longitudinal. Es el segundo que la mayoría de los neurólogos, de acuerdo en esencia con los dictámenes de Edinger, Held ó Kölliker, han tratado de buscar, y aun han creído hallar, el origen de las citadas fibras descendentes en núcleos más proximales que el

(1) *V. Gehuchten:* Anatomie du système nerveux de l'homme, 4ª edit., 1906, página 327.

(2) La expresión *vía motriz* empleada por v. Gehuchten para designar las vías descendentes del fascículo longitudinal posterior, nos parece ocasionada á equívocos y á errores de concepto. Toda neurona intermediaria entre un foco sensitivo ó sensorial y otro motor puede indiferentemente calificarse de *motora* ó *sensitiva*, aunque fuera mejor designarla *neurona refleja* ó de *asociación*. En realidad, neuronas de asociación ó reflejas son las constitutivas del fascículo longitudinal. Y si para designar esta categoría de neuronas reflejas atendemos solamente á su conexión terminal, todas ellas, ya generen fibras ascendentes ó descendentes, podrían calificarse de *motrices*, puesto que todas ellas conducen á los núcleos motores impulsos nerviosos recogidos en las esferas sensoriales ó sensitivas de la médula, bulbo, protuberancia y cerebro medio. Sólo en el caso de que se demostrara el enlace exclusivo de las fibras descendentes del fascículo longitudinal con la vía piramidal ú otra vía centrífuga bajada de la corteza cerebral, habría razón para calificar dichas fibras de *motoras*, por oposición á los conductores ascendentes, que serían sensitivos ó sensoriales.

nuestro, y sobre todo en masas grises más cercanas al acueducto y á la comisura posterior.

Hay en esta cuestión del origen de las vías descendentes del *fascículo long. post.* de los mamíferos, una confusión deplorable que es preciso disipar lo antes posible. Para ello debemos comenzar por plantear los verdaderos términos del problema.

En realidad, y hasta la aparición de nuestras investigaciones, ningún neurólogo había demostrado, á favor de métodos anatómicos terminantes, la penetración en el cabo alto del fascículo longitudinal posterior de los mamíferos de fibras descendentes de grueso calibre. Los trabajos de Edinger, de Held, Mahaim, Probst, Kramer, Lewandowsky, etc., sólo demuestran que en torno del acueducto existen acúmulos de substancia gris *(foco de Darkchewitsch, núcleo superior del fas. long. post.* de Edinger, *núcleo lateral de Flechsig*, de Held, etc., más ó menos relacionados con fibras de la citada vía. Mas sobre la naturaleza de esta relación nada concreto se ha podido establecer, ya que los conductores conexionados con los susodichos focos, lo mismo pueden ser fibras sensitivas ascendentes de segundo orden (colaterales ó terminales), que conductores descendentes nacidos en ellos ú otros acúmulos grises superiores, sin contar con que hasta estas mismas conexiones pudieran ser fruto de errores de interpretación. En cambio nuestras investigaciones, efectuadas tanto con el método de Golgi como con el del nitrato de plata reducido, *demuestran de un modo irrecusable* la existencia en plena substancia reticular de la calota de los mamíferos y aves de una importante estación de origen de fibras descendentes incorporadas al cabo alto del fascículo longitudinal.

Teniendo, además, en cuenta que en los peces descubrió v. Gehuchten, con ayuda del método de Golgi (y han confirmado en diversos vertebrados Johnston, P. Ramón, Goldstein, etc.), un foco mesocefálico de células gigantes cuyos axones homolaterales y descendentes ingresan en el cabo superior del fascículo longitudinal, surge naturalmente esta pregunta. El foco señalado por nosotros en la calota de los mamíferos y aves ¿no correspondería pura y simplemente al núcleo de células gigantes encontrado en los peces (trucha) por el sabio de Lovaina? Y en tal supuesto, cuya justificación haremos luego, ¿no podría haber sucedido que los neurólogos, estimulados por la necesidad y la confianza de sorprender en el hombre y mamíferos un ganglio homólogo del referido *foco del fascículo longitudinal* de los peces, se hubieran extraviado tomando por tal acúmulos grises de muy diversa significación?

Las investigaciones recientemente emprendidas por nosotros con ayuda del método del nitrato de plata en el embrión humano, así como en los peces jóvenes (trucha de doce á veinte días), nos han persuadido de

que el *foco intersticial* de los mamíferos no es otra cosa que el núcleo del *fascículo longitudinal posterior de los peces*, el cual se presenta bajo los mismos caracteres esenciales en todos los vertebrados.

Sin perjuicio de ocuparnos más adelante del examen del referido núcleo en los cinco órdenes de vertebrados, nos bastará por ahora, al objeto de establecer la citada homología, exponer los caracteres del *núcleo intersticial* en el hombre y en los peces teleósteos.

I. *Ganglio intersticial del embrión humano.* — Habiendo obtenido ex-

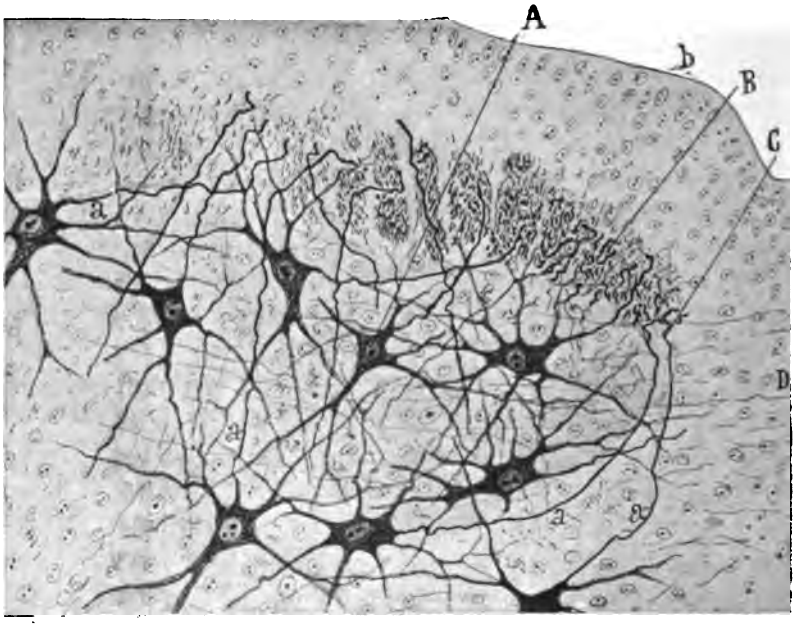


Fig. 1. — Trozo de un corte frontal de la región de la calota del cerebro medio del feto humano de siete semanas. — A, células colosales del núcleo intersticial; B, fascículo longitudinal posterior; C, gruesos axones de las neuronas del foco intersticial; D, rafe; *a*, axones.

celentes preparaciones del bulbo y cerebro medio de un embrión humano de seis á siete semanas, podemos mostrar en la figura 1, A una sección del foco de referencia en el hombre. Nótese que su situación es la misma que en los mamíferos recién nacidos (gato, conejo, ratón), donde primeramente fué reconocido por nosotros. Comienza en un plano más alto, es decir, más frontal que el núcleo rojo, del cual, á un examen superficial (preparados de Nissl), parece la continuación. En las preparaciones del nitrato de plata, ambos acúmulos grises se diferencian bien, no sólo por la superior magnitud de las células del foco intersticial, sino porque cuando las neuronas del núcleo rojo apenas muestran un retículo pálido y fino,

las del foco intersticial exhiben armazón robusto y enérgicamente teñido. Además, el foco intersticial ocupa una posición más dorsal y sus células están más diseminadas que las del núcleo rojo. Hacia atrás, confina con el fascículo longitudinal posterior, cuyos haces se despliegan en línea transversal, separados por tabiques de colaterales y de neuroglia gris (B). Por dentro llega hasta cerca del rafe, sin que sus dendritas le alcancen jamás. En fin, por fuera y delante carece de límites bien marcados, desvaneciéndose entre los fascículos sagitales de la substancia reticular de la calota (plano superior). En cuanto á su extensión en sentido sagital, diremos que sus células comienzan á aparecer al nivel del cabo superior del núcleo del motor ocular común y un poco antes de la extinción del núcleo rojo, pero no llegan á su apogeo numérico hasta que estos dos últimos focos han desaparecido por completo. A esta altura pertenece el corte reproducido en la figura 1, donde se ve que el fascículo longitudinal posterior va empobreciéndose y diseminando sus haces. El área mayor del foco coincide también con la aparición del núcleo de Darkschewitsch, cuya máxima dimensión se muestra en los cortes próximos á la comisura posterior. En fin, hacia el cerebro, el núcleo que nos ocupa se adelgaza progresivamente, extendiéndose con algunas variantes, según los animales estudiados, hasta cerca del plano de la comisura posterior ó, mejor dicho, hasta el territorio dorsal de la calota, al cual arriban las fibras descendentes constitutivas de esta vía transversal.

Por lo que hace á las células del foco, son voluminosas, multipolares y en un todo comparables con las de los núcleos motores. Poseen largas dendritas, repetidas veces dicotomizadas, cuyas ramas forman entre los haces sagitales de paso un plexo complicado. En los embriones humanos, como en los de ave, tales células destacan admirablemente, no sólo por su tamaño, sino porque los demás elementos de la substancia reticular, incluso los constitutivos del núcleo rojo, aparecen muy débilmente teñidos ó completamente incoloros. Nada más fácil, por consiguiente, que perseguir sus axones, que, según aparece en la figura 1, *a*, parten de un cono neurofibrillar relativamente pálido, se adelgazan después y, bruscamente espesados, marchan luego, según planos variados (pero dominando el frontal), en dirección ventro-dorsal, para doblarse en sentido sagital é incorporarse definitivamente al fascículo longitudinal posterior. Como esta vía se aplana y extiende en sentido transversal en el embrión humano, de ahí que los axones tomen rumbos algo variados, puesto que unos deben incorporarse al segmento interno y otros al externo del referido fascículo. En todo caso, los referidos cilindros-ejes concéntranse especialmente en el plano más ventral del fascículo longitudinal, y singularmente en los manojos de esta vía más próximos al rafe. El grueso ca-

libre de tales axones, por comparación con los restantes del fascículo longitudinal posterior, permite distinguirlos perfectamente en las secciones frontales seriadas. Al nivel del punto de inflexión, el axon no se bifurca jamás; no existe, por tanto, más que fibra descendente; tampoco hemos logrado sorprender colaterales en su porción inicial, atributo negativo reconocible asimismo en los preparados del método de Golgi.

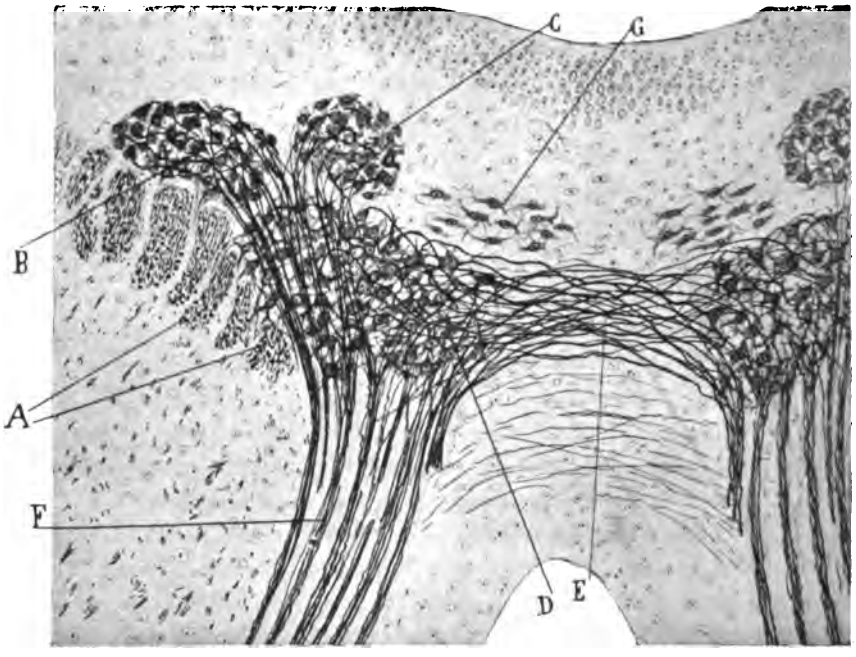


Fig. 2.— Corte del núcleo del nervio motor ocular común del feto humano de siete semanas — A, fibras gruesas ó descendentes del fascículo longitudinal posterior; B, pléyade externa del núcleo del III par; C, pléyade dorsal ó foco redondo; D, pléyade interna ó principal; E, radiculares cruzadas; F, radiculares directas; G, núcleo de Edinger-Westphal?

¿Hasta dónde se extienden inferiormente estos axones? En los embriones humanos, así como en los de aves y pequeños mamíferos, no es posible precisar su extensión longitudinal; pero puesto que, según mostró v. Gehuchten (y hemos recientemente comprobado nosotros), bajan en los embriones de trucha hasta la médula espinal, seguro es que lo mismo acontecerá en los vertebrados superiores.

En la fig. 2 mostramos un corte de la región de la calota al nivel del foco del motor ocular común. Nótese que los gruesos axones del núcleo intersticial ocupan poco más ó menos el mismo lugar que en las secciones más frontales, es decir, el plano más ventral de los contingentes del fas-

cículo longitudinal posterior (A). Este orden se conserva también en los cortes que interesan el foco del patético, en los cuales se advierte, sin embargo, que aumenta el número de axones gruesos del fascículo más interno. En fin, los robustos cilindro-ejes van concentrándose progresivamente hacia adentro, pudiendo seguírseles hasta la altura del núcleo de Deiters, donde, por mezclarse con el contingente de gruesos axones procedentes de este foco, y destinados también á engendrar vías preferentemente descendentes incorporadas al referido fascículo, hacen toda persecución individual casi imposible.

En el corte á que nos referimos (fig. 2), mostramos también los núcleos del motor ocular común del embrión humano. El interés de este corte estriba en que nos revela una marcada segmentación de la substancia gris de este foco, imitando de un modo perfecto la elegante diferenciación de territorios nucleares del ganglio del motor ocular común de las aves y reptiles. Adviértase que existe un acúmulo *interno ó principal* (fig. 2, D), de donde emanan exclusivamente las fibras radiculares cruzadas, un *foco externo* algo menos voluminoso, de donde proceden fibras directas (B), y en fin, un *foco dorsal* de sección circular, también productor de radiculares homolaterales (fig. 2, C). Mencionemos todavía cierta masa gris de sección elíptica, poblada de corpúsculos pequeños y emplazada inmediatamente por encima y dentro del núcleo interno ó inferior. Esta masa gris, absolutamente constante, adquiere en las aves un gran desarrollo y forma esferoidal (G). Ignoramos á cuál de los focos adultos corresponda. Acaso represente el *foco de Edinger-Wetsphal*, considerado por algunos autores como estación de origen de radiculares del nervio motor ocular común. Por desgracia, la delgadez y curso tortuoso de sus axones, han estorbado su persecución fructuosa en aves y mamíferos. Así que nada seguro podemos consignar acerca de su naturaleza. Por lo demás, sus axones nos parecen extraños al nervio motor ocular común, entre cuyas fibras robustas debieran destacar, caso de existir, por su notable finura. Parecido dictamen exponen recientemente Bach y Tsuchida (1906).

II. *Foco intersticial en los peces.*—Según es sabido, á v. Gehuchten debemos el servicio de haber determinado con certeza en los peces (embriones de trucha), con ayuda del método de Golgi, la existencia dentro del cerebro medio de un ganglio, cuyas voluminosas neuronas envían su axon robusto al fascículo longitudinal posterior, donde generan una vía homolateral y descendente (1). Semejante acúmulo gris fué bautizado *foco superior del fascículo longitudinal posterior*, designación acaso poco

(1) *V. Gehuchten*: Le faisceau longitudinal postérieur. *Bull. de l'Accad. royale de Médécine* de Belgique. Tom. IX, 1895.

feliz, por ser la misma usada por Edinger para distinguir otro foco de origen del fascículo que nos ocupa, foco situado más anteriormente, por debajo del fascículo de Meynert, en el espesor de la región dorsal de la parte infundibular del cerebro intermediario.

Por lo demás, el núcleo de v. Gehuchten fué ya visto y descrito por Fritsch (1) y por Mayser (2) en los teleósteos, aunque estos sabios, á causa de la imperfección de los métodos de su tiempo, no alcanzaron á reconocer la naturaleza de las relaciones establecidas entre el mencionado glanglio y las fibras del fascículo longitudinal posterior. Ulteriormente han confirmado la existencia en los peces de dicho núcleo superior del fascículo longitudinal Johnston (3) y Goldstein (4). Este último sabio menciona en el citado acúmulo gris, que llama *núcleo del fascículo longitudinal dorsal*, dos especies de fibras: las directas, señaladas por v. Gehuchten, y las cruzadas, las cuales, después de constituir la comisura posterior, se incorporarían al fascículo longitudinal del lado opuesto. En armonía con el dictamen de Edinger y de mi hermano, Goldstein ha visto también que algunas fibras cruzadas ó comisurales se bifurcan antes de generar la comisura.

El ganglio de v. Gehuchten ha sido confirmado por mi hermano en los reptiles, revelando nuevas corrientes de fibras aferentes y eferentes del cabo alto del fascículo longitudinal. Ha determinado también la presencia de un foco talámico en conexión con este fascículo, y que corresponde quizás al ganglio del entrecerebro, señalado por Edinger en los peces y otros vertebrados, y en fin, ha puesto de manifiesto antes que nadie la bifurcación de muchas fibras descendentes de la comisura posterior.

Nosotros hemos estudiado en la trucha (huevos embrionados, desde el 12 al 26 día) el foco de Frisch, Mayser y v. Gehuchten, ayudándonos del método del nitrato de plata reducido (fijación alcohólica, estufa á 35° siete días). Los cortes obtenidos, previa inclusión en parafina, son muy bellos y presentan, admirablemente teñidos, además de los focos motores, las gruesas neuronas asociativas del bulbo, del cerebro medio y del cerebro intermediario, y muy singularmente los núcleos de la comisura posterior, así como el que especialmente nos ocupa. Como aparece en la

(1) *G. Fritsch:* Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns &. Berlin, 1878.

(2) *P. Mayser:* Vergleichend anatomische Estudien über das Gehin der Knochenfische &. *Zeitch. f. wiss. Zool.* Bd. XXXVI, 1882.

(3) *Johnston:* Hind Brain and Cranial Nerves of Acipenser. *Anatomischer Anzeiger.* Bd. 14, 1898.

(4) *Goldstein:* Untersuchungen über das Vorderhirn and Zwischehirn einiger Knochenfische. *Arch f. mikros Anat.* Bd. 66, 1905.

figura 3, que reproduce un corte sagital un poco oblicuo de la protuberancia y cerebro medio, las neuronas del foco de v. Gehuchten, son voluminosas, multipolares, y constituyen un acúmulo gris prolongado en el sentido axial, que comienza dorsalmente en la inmediación del foco del

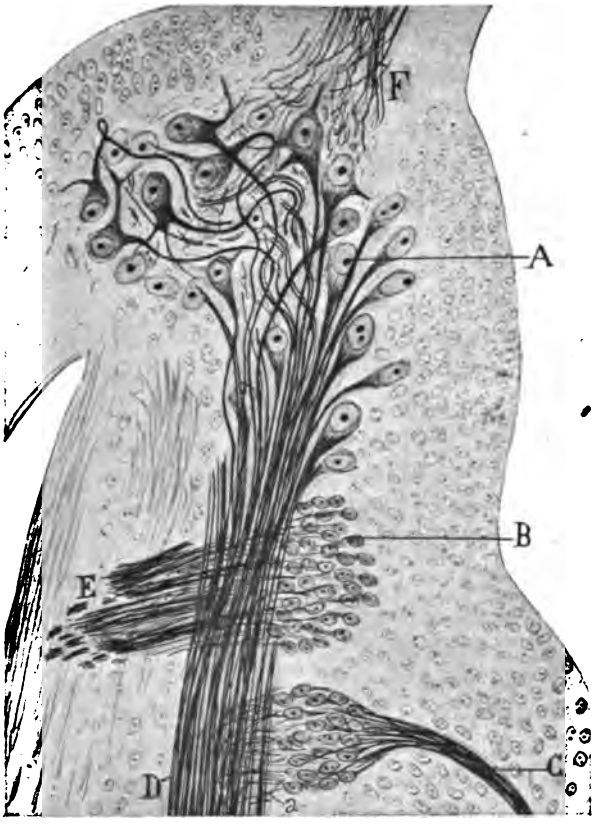


Fig. 8. — Corte sagital un poco oblicuo de la porción basal del cerebro medio de la trucha de dieciseis días. — A, foco de v. Gehuchten; B, núcleo del nervio motor ocular común; C, nervio patético; D, fascículo longitudinal posterior; E, radiculares del III par oblicuamente cortadas; F, fibras, llegadas al núcleo de v. Gehuchten, desde la comisura posterior; *a*, colaterales del fascículo longitudinal posterior para el foco del patético.

tercer par y se extiende hacia adelante y abajo, hasta el comienzo del cerebro intermediario.

Las más gruesas neuronas habitan entre los haces, de preferencia por debajo del cabo anterior del fascículo longitudinal (fig. 3, A); las más pequeñas yacen dorsalmente, y escoltan buena parte de la citada vía.

Los cilindros-ejes, sumamente robustos y fáciles de perseguir, ingresan en totalidad en el fascículo longitudinal homolateral, dentro del cual

descienden hasta la médula espinal. Faltan por completo las fibras cruzadas, siendo imposible perseguir ningún axon, nacido en este ganglio, hasta la comisura posterior; antes bien, las fibras comisurales asociadas al núcleo de v. Gehuchten, son conductores aferentes. A esta misma categoría pertenecen quizás los conductores finos que, según Goldstein, enlazarían dicho foco con cierta comisura ó decusación ansiforme, situada en plano más proximal que la comisura posterior (*Kreuzung im Haubenwulst* de este autor).

Del trayecto de las gruesas fibras, nacidas en el núcleo que nos ocupa, brotan numerosas colaterales arborizadas en los focos de origen del nervio patético (*a*), motor ocular común y motor ocular externo. Estas últimas colaterales, ya vistas por v. Gehuchten, nacen mucho más abajo, al nivel de la región acústica, atravesando en hacecillos buena parte de la substancia reticular (fig. 4, J).

En suma, nuestras observaciones confirman plenamente la descripción magistral de v. Gehuchten, á la cual nada importante podríamos añadir.

Pero como diversos autores han hecho notar, el fascículo longitudinal posterior no recibe solamente fibras del foco de v. Gehuchten; prescindiendo de otras corrientes que no hemos estudiado suficientemente, hemos citado ya la presencia de una poderosa corriente de fibras finas ó de mediano espesor, procedentes de la comisura posterior (fig. 3, F). Hemos comprobado también que estas fibras aferentes, según observó muy bien mi hermano en los reptiles, proceden del techo óptico, bifurcándose muchas de ellas antes de abordar la comisura, donde ingresa, por tanto, solamente una de las ramas de la división. Esta rama, bajada de la comisura, penetra en el foco de v. Gehuchten, donde se ramifica prolijamente, engendrando un plexo intersticial bien descrito por Goldstein.

De donde se infiere que lo mismo en los vertebrados inferiores que en los mamíferos, el ganglio intersticial ó de v. Gehuchten, recibe un poderoso contingente de conductores comisurales, cuyas neuronas yacentes en la porción próxima del cerebro medio, se relacionan con arborizaciones procedentes del nervio óptico. Esta última conexión no hemos logrado comprobarla en los peces; pero hemos tenido ocasión de sorprenderla claramente en los pequeños mamíferos (ratón recién nacido y de pocos días), donde las neuronas constitutivas de la comisura posterior envían sus expansiones á regiones del tubérculo cuadrigémino anterior, donde concurren arborizaciones terminales de fibras retinianas.

Notemos de pasada que también en los mamíferos, según reconocimos nosotros, el axon emanado de estos elementos comisurales emite una

(1) *P. Ramón:* El fascículo longitudinal posterior en los reptiles. *Rev. Trim. Microgr.* Tom. II, 1897.

rama cruzada ó comisural y otra directa, ambas destinadas á la región supero-lateral de la calota, territorio donde reside el ganglio intersticial (1).

En vista de los datos antecedentes, nada más fácil que identificar el *foco intersticial* de los mamíferos y aves, con el *núcleo de v. Gehuchten* de peces, batracios y reptiles. Consignemos aquí las analogías substanciales que abonan esta homologización.

1.° El *foco intersticial* reside en el cerebro medio, está formado de células gigantes, yace delante (es decir, en posición más ventral) del fascículo longitudinal posterior, y envía á éste robustos conductores homolaterales descendentes. Iguales atributos posee el foco de v. Gehuchten de los peces, puesto que consta de corpúsculos de gran talla, reside en pleno cerebro medio, y en su mayor parte debajo del citado cordón y genera, en fin, recias fibras homolaterales descendentes.

2.° Ambos focos tienen el carácter común de recibir de la comisura posterior fibras directas y cruzadas, las cuales se arborizan en torno de sus células, á las que conducen excitaciones visuales.

3.° Las fibras robustas emanadas de los dos referidos focos, emiten colaterales para los núcleos de origen de los nervios oculares, y ácaso también para otros focos bulbares y medulares, etc.

Hasta aquí no hemos tratado más que del principal afluente de las fibras descendentes del fascículo longitudinal posterior. Es claro que existen otras muchas corrientes descendentes nacidas de los ganglios acústicos del bulbo, de la substancia reticular de éste, etc., según demostraron v. Gehuchten en los peces, y Held y nosotros en los mamíferos.

No negamos tampoco la realidad de otros núcleos superiores de origen del referido fascículo, por ejemplo, del foco descrito por Edinger en el entrecerebro (porción superior de la región infundibular) y comprobado por mi hermano en los reptiles, ni la del ganglio talámico anterior señalado por este sabio y que corresponde quizás á un foco visto por Mayser, Edinger y, recientemente, Goldstein en los teleósteos, ni, en fin, la de los admitidos por Held en el techo óptico, cerebro medio (mamíferos) y regiones periacueductales. Creemos, sin embargo, que las relaciones de todos estos focos con el fascículo longitudinal no están suficientemente precisadas, y que para saber si en ellos nacen ó terminan las fibras de dicho cordón, es preciso emprender aún nuevas investigaciones.

En cuanto á las fibras descendentes emanadas de los focos bulbares, nada diremos, pues de ellas hemos tratado ya en diversos trabajos. Recientemente hemos expuesto algún dato acerca de este asunto en un es-

(1) *Cajal:* Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Tom. II, 2.ª parte, pág. 765 y siguientes, 1904.

tudio concerniente á los ganglios vestibulares de los peces (1). Aquí nos limitaremos á reproducir dos figuras de este último trabajo, en las cuales aparecen algunos de los contingentes bulbares del mencionado fascículo. Así, en la fig. 4, D, se advierte la penetración en el fascículo longitudinal contralateral de tubos procedentes de las neuronas del ganglio de Deiters; obsérvense también las colaterales de este cordón, destinadas al

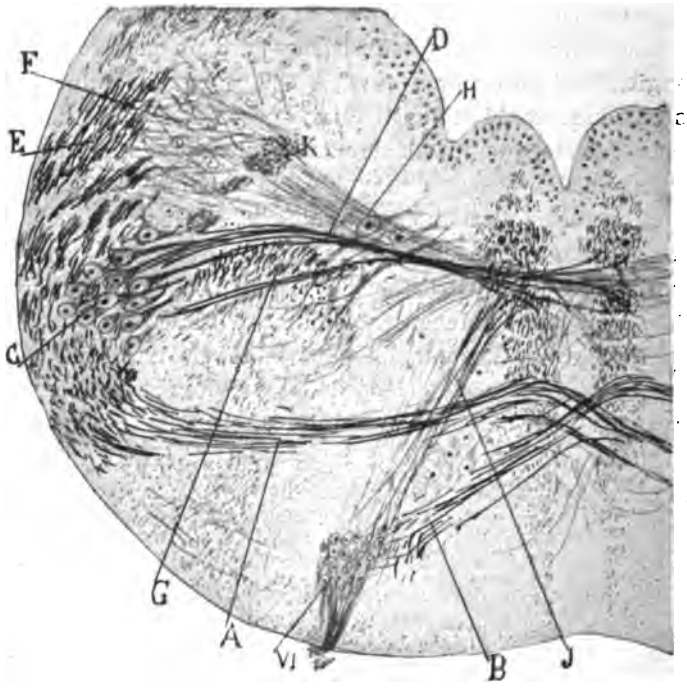


Fig. 4. — Corte del bulbo raquídeo de la trucha por debajo de la emergencia del nervio acústico. — D, axones del núcleo de Deiters; J, colaterales del fascículo longitudinal posterior dirigidas al foco del motor ocular externo (VI).

foco del motor ocular externo (fig. 4, J). En la fig 5, *a*, *b*, que corresponde á un plano más frontal, podrá verse cómo se incorporan al susodicho cordón axones directos y cruzados, nacidos en las células voluminosas de la substancia reticular. En ella se sorprende, además, la célula colosal de Mauthner (A) cuyo axon, después de pasar el rafe, ingresa en el fascículo longitudinal opuesto. Por lo demás, esta célula gigantesca, bien conocida de los autores, representa una vía vestibular cruzada de segundo orden, puesto que, según aparece en dicha figura, una de sus más ro-

(1) *Cajal:* Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. *Trav. du Lab. de Rech. Biol.*, fasc. 1 et 2, tomo VI, 1908.

bustas dendritas se arboriza y pierde en pleno foco de Deiters. La naturaleza acústica de las células de Mauthner sospechada por algunos neurólogos, ha sido recientemente demostrada, mediante el método del nitrato de plata reducido, por Beccari (1), quien ha añadido curiosos detalles

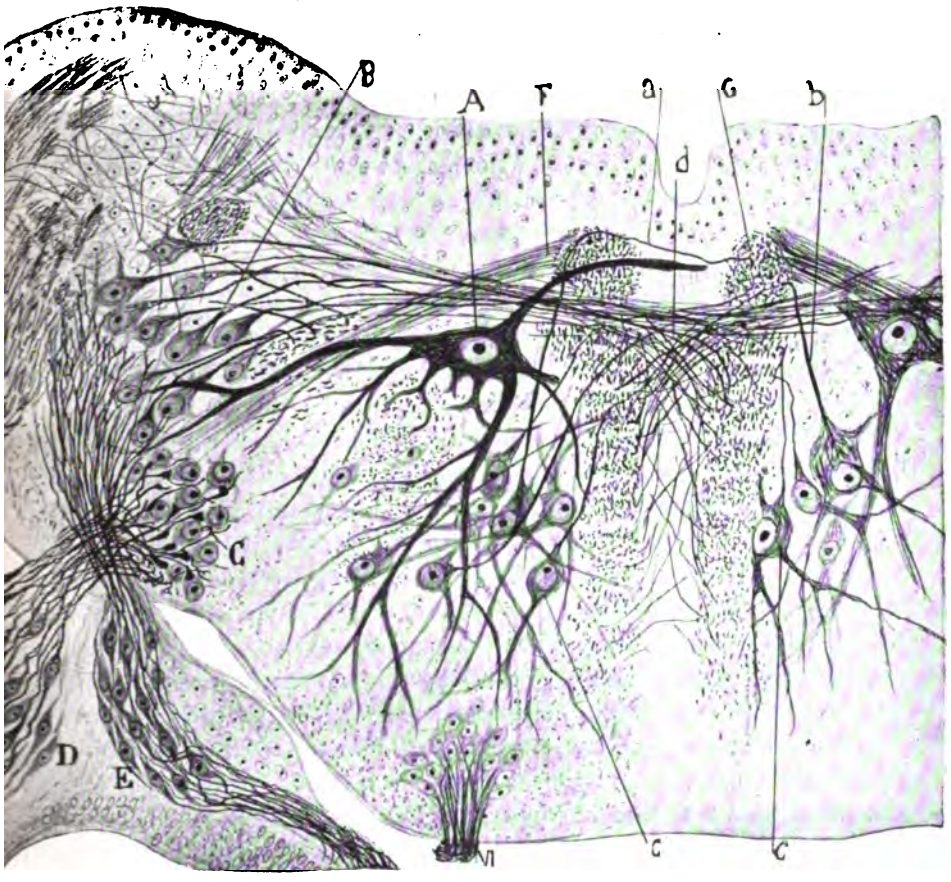


Fig. 5.—Corte transversal del bulbo raquídeo de la trucha de quince días al nivel de la región acústica.—A, célula de Mauthner; B, ganglio de Deiters; D, E, lóbulos del ganglio del vestibular; *a*, *b*, axones de células de la substancia reticular, incorporados al fascículo longitudinal posterior; F, vía directa del vestibular asociada á este fascículo.

acerca de sus demás conexiones. En fin, nuestras observaciones prueban que el fascículo longitudinal posterior recibe también en el bulbo un caudal poderoso de fibras vestibulares descendentes finísimas, llegadas directamente del ganglio de Scarpa (fig. 5, F). Mas de estas y otras corrien-

(1) *Beccari:* Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner, &. *Arch. di Anat. e di Embriologia*, vol. VI, fasc. 4, Julio 1908.

tes, ya ascendentes, ya descendentes, desembocadas en la vía que nos ocupa, tratará menudamente dentro de poco uno de nuestros discípulos.

Por ahora nuestro propósito se reduce á manifestar que el foco intersticial de los mamíferos y aves es un ganglio homólogo del núcleo de Frisch, Mayser y v. Gehuchten de los peces, y que las recientes investigaciones confirman la antigua concepción, sustentada principalmente por Kölliker, nosotros y en parte también por Held, según la cual el fascículo longitudinal posterior representa una vía refleja destinada á juntar los focos sensitivos y sensoriales del cerebro medio, protuberancia, bulbo y médula espinal con los núcleos motores correspondientes y muy singularmente con los que dan origen á los nervios motores oculares.

Para cumplir con tan importante función excito-refleja, el citado cordón encierra fibras descendentes y ascendentes de significación análoga. En nuestro sentir, las *fibras descendentes más superiores* (ganglio de van Gehuchten, etc.) gozan de naturaleza óptica y están encargadas preferentemente de los reflejos oculares de origen retiniano; *las descendentes medias ó protuberanciales* pertenecen principalmente á la esfera del nervio vestibular y transmiten á los focos bulbares y medulares las impresiones del laberinto; mientras que las *descendentes más inferiores*, procedentes de los focos sensitivos del bulbo, conducen corrientes brotadas en la esfera terminal del trigémino y otros nervios sensitivos.

Mas según demostramos nosotros, los focos sensitivos inferiores, ó sean los bulbares y medulares, dan nacimiento también á fibras ascendentes. Añadamos que no pocos conductores emanados tanto de dichos núcleos como de los ganglios vestibulares (Deiters, Bechterew, etc.), una vez arribados al fascículo longitudinal posterior, se dividen en rama ascendente y descendente. De esta suerte, un solo conductor sensorial ó sensitivo podrá influir mediante su rama ascendente sobre los focos de los nervios oculares, y, á favor de su rama descendente, sobre núcleos motores del bulbo y médula espinal. De donde se sigue que en realidad el fascículo longitudinal consta de tres clases de conductores: ascendentes, descendentes y mixtos, es decir, provistos de ramas ascendentes y descendentes. En su mayoría, tales conductores nos parecen fibras sensitivas ó sensoriales de segundo orden; sin embargo, las fibras ópticas reflejas nacidas en el foco de v. Gehuchten, representan probablemente una vía sensorial de tercer orden, puesto que entran en relación con los axones comisurales emanados de neuronas visuales de segundo orden.

TERMINACIÓN PERIFÉRICA DEL NERVIO ACÚSTICO DE LAS AVES

POR

S. R. CAJAL

I. — Nervio coclear

El órgano auditivo de las aves ha sido estudiado por numerosos autores, entre los cuales debemos recordar á Viq d'Azyr (1805), Treviranus (1825), Steifensand (1835), Huscke (1835), Breschet (1836), Hannover (1842), Leydig (1857), Deiters (1860), Hasse, que ha consagrado al tema muchas Memorias (1866), Ebner (1877), Waldeyer (1872), Meyer (1876) y sobre todo G. Retzius (1885), que en su obra magistral sobre el oído en la serie animal hace una excelente descripción del laberinto de las aves, ilustrada con numerosas figuras (1).

Distingue Retzius en el laberinto una *pars superior*, que contiene: el *utriculus* con el seno superior, el *recessus utriculi*, la *ampulla anterior* con el *canalis m. anterior*, la *ampulla externa* con el *canalis m. externus*, y la *ampulla posterior* con el *canalis m. posterior*.

La *pars inferior* corresponde principalmente al dominio del *nervio coclear* y comprende el *sacculus* con el conducto y *saccus endolymphaticus* y la *cochlea* ó caracol, compuesta de un largo tubo apenas encorvado, que se designa *pars basilaris*, y una bolsa ó excavación terminal algo ensanchada, llamada *papilla ac. lagenæ*.

Un corte transversal de la *cochlea* de las aves al nivel del mango ó parte basilar nos revela esencialmente todos los órganos constitutivos del caracol membranoso de los mamíferos. En ella reconoceremos una *membrana basilar* (figs. 1 y 2) que divide el caracol en dos *escalas* ó *rampas: vestibular* ó *superior* (fig. 1, *e*), *timpánica* ó *inferior* (fig. 1, *f*). Sobre la membrana basilar yace el epitelio auditivo, compuesto de varias hileras de células ciliadas y de numerosos corpúsculos prolongados ó de sostén (*células filamentosas*), más largas que las primeras y en cuya porción inferior yace el núcleo. Este epitelio auditivo, homólogo del epitelio que tapiza los dos lados del túnel de Corti en los mamíferos, forma una ban-

(1) *G. Retzius:* Das Gehörorgan des Wirbelthiere. Stockolm. Bd. II, 1884.

da longitudinal prolongada desde el arranque de la coclea hasta cerca de la dilatación terminal ó *lagena* (fig. 5, L). Un carácter negativo interesante nos llamará la atención: en las aves falta el túnel de Corti, así como los pilares de éste, según hizo notar ya Hasse.

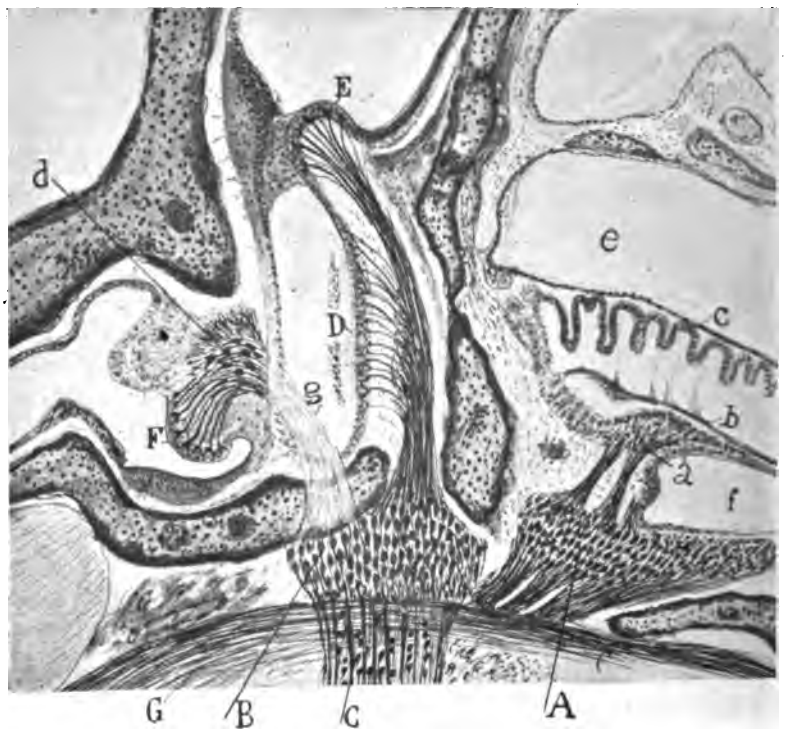


Fig. 1. — Corte frontal del laberinto de un pájaro de pocos días. — A, Ganglio del coclear; B, Núcleo de Scarpa; C. Núcleo tangencial; D, Mancha acústica del utrículo; E, Cresta ampular externa; F, Cresta ampular anterior; G, bulbo raquídeo; *a*, Ramas cocleares destinadas al órgano de Corti; *b*, Membrana tectoria; *c*, *Tegmentum vasculosum*; *d*, ganglio accesorio del vestibular; *g*, Ramo nervioso destinado á este ganglio y á la cavidad ampular anterior y el cual, aunque corresponde á otro plano del laberinto, se ha indicado esquemáticamente para completar y hacer más clara la figura; *f*, Rampa timpánica.

Encima del epitelio acústico reside la almohadilla apagadora de la vibración acústica, es decir, una capa recia, de aspecto gelatinoso (*b*), homóloga de la *membrana tectoria* de los mamíferos; y, en fin, por encima también y á bastante distancia, aparece, tendida en forma de bóveda ó dosel longitudinal, otra membrana espesa cruzada por plegaduras inferiores y rica en vasos: el *tegmentum vasculosum* (figs. 1, *c* y 2, *G*). Este *tegmentum*, tendido de un lado á otro del conducto coclear y prolongado á lo largo hasta la lagena, divide la escala vestibular en dos compartimentos:

la *rampa vestibular* propiamente dicha y el *conducto coclear*, en cuyo suelo se ven la *membrana tectoria* y el *epitelio acústico* (figs. 1 y 2).

Terminación de las ramas periféricas del coclear. — En general, los autores que, como Ebner, P. Meyer, Cisow, Kühn y Retzius, se han ocupado de las terminaciones periféricas del acústico de las aves, han recogido datos interesantes en lo tocante á la disposición terminal del vestibular, pero apenas nos dan indicios del modo de acabar de las fibras cocleares.

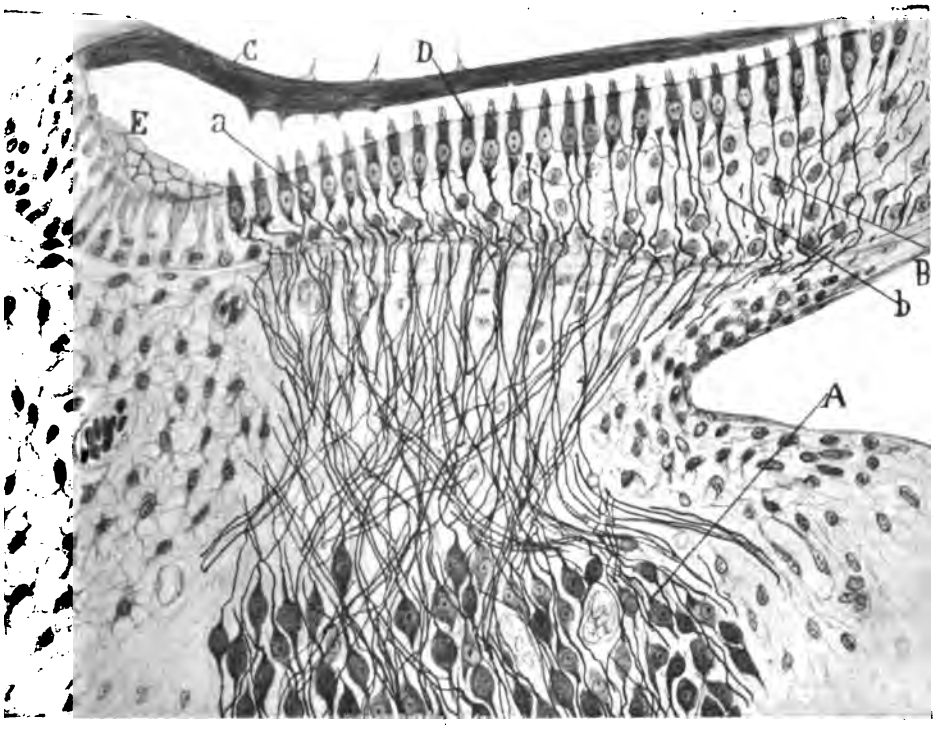


Fig. 2. — Corte transversal del epitelio acústico de un embrion de pollo del 19° día de la incubación. — A, Ganglio coclear; B, epitelio de sostén situado por debajo de las células ciliadas; C, Membrana tectoria; D, Células ciliadas; *a*, Célula donde acaban dos conos nerviosos; *b*, fibra acustica que suministra una colateral.

Así Retzius, el autor que mejor ha estudiado este punto, se limita á decirnos que las citadas fibras atraviesan, dispuestas en paquetes, la membrana basilar, penetran entre las células de sostén, en cuyo territorio pierden la mielina, y se desvanecen, en fin, en dirección de las células ciliadas ó de Leydig. En la figura 13, pl. 18 de la obra magna del gran anatómico sueco, se ven las fibras cocleares penetrar en el epitelio, pero no se marca su trayecto hasta las células ciliadas ni aparece, por tanto, indicio alguno del modo de terminar. Ello se comprende perfectamente

recordando que los métodos usados por Retzius (disociación, ácido ósmico, etc.), son impotentes para colorear las fibras ameduladas y mostrar con evidencia sus enlaces finales con los corpúsculos ciliados.

Nuestros estudios en las aves recién nacidas (pájaros sobre todo) y en los embriones de pollo del décimosexto al décimonoveno día, nos han permitido recoger sobre este punto algunas observaciones precisas que vamos á exponer sumariamente (figs. 2 y 3).

Consignemos, desde luego, que la coclea de las aves hállase provista de dos órdenes de terminaciones de carácter completamente diferente: las *terminaciones en la papila basilar* ó epitelio acústico propiamente dicho, y las *terminaciones en la papila de la lagena.*

Terminaciones en la papila basilar. — Como es sabido, proceden las ramas cocleares periféricas de un largo ganglio situado por debajo de la membrana basilar y que corresponde al *ganglio espiral* de los mamíferos. Pero en la aves, este acúmulo nervioso está poco encorvado, como lo prueba el hecho de aparecer casi entero en algunos cortes longitudinales (fig. 5, A). Grueso en su arranque, es decir, por detrás y adentro, se adelgaza hacia adelante hasta terminar en punta en una región algo apartada de la vesícula terminal del conducto coclear.

Según aparece en las figuras 1 y 2, A, las células del ganglio coclear afectan, como han mostrado los autores, forma bipolar y se disponen en muchas hileras superpuestas. Nótase que la disposición en filas se hace irregular cerca de la punta anterior del foco, en donde se echa de ver una particularidad de cierta importancia: los corpúsculos nerviosos situados en este paraje son mucho mayores que los demás y sus ramas periféricas no van al epitelio acústico, sino que engendran un sistema de gruesos conductores que, después de marchar en dirección del eje y de costear la vesícula terminal, acaban, según veremos luego, en el epitelio de la *papila de la lagena* (fig. 5, B). Esta conexión, así como el desusado tamaño de las susodichas células, nos autoriza á designarlas con el nombre de *ganglio de la lagena.*

La terminación de las fibras cocleares ó ramas periféricas del ganglio coclear (*pars basilaris*), no aparece acabada todavía en los pájaros recién nacidos. Las fibras nerviosas cruzan la membrana basilar, se insinúan entre los corpúsculos de sostén y no lejos de las células ciliadas, acaban por una varicosidad final, de la cual emana á veces algún ramúsculo ascendente. Es evidente que, durante esta fase evolutiva, el enlace entre la célula ciliada y la terminación nerviosa no se ha efectuado aún. Tales preparados son, no obstante, instructivos, porque revelan ya un hecho importante, á saber: que la mayoría de las fibras cocleares no se ramifican en su trayecto á través del epitelio, conservando su individualidad

hasta la maza terminal. Parecida disposición se observa en los embriones de pollo anteriores á los doce días de la incubación; pero de los doce á los dieciséis días la eminencia terminal de las fibras acústicas se ha puesto ya en contacto con la hilera de las células ciliadas y formado una pequeña arborización de ramas ascendentes cortas como espinosas que abrazan el cabo inferior de dichos elementos. Algunas ramas marchan en sentido horizontal estendiéndose hasta los vecinos corpúsculos (fig. 3, *b*).

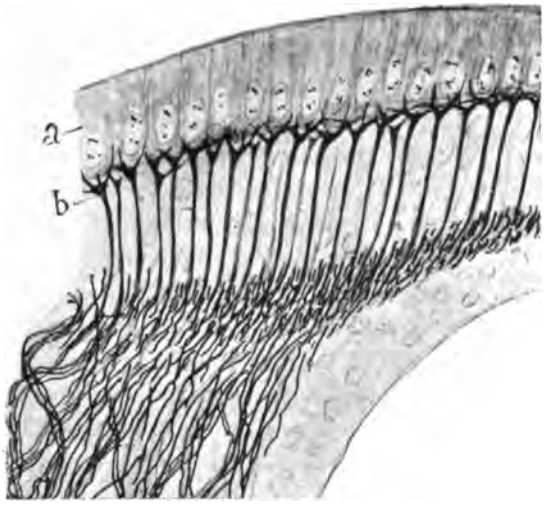


Fig. 3.—Trozo de la papila basilar del caracol de un embrion de pollo de doce días. *a*, Células ciliadas; *b*, Arborización final de las fibras cocleares.

Los embriones de pollo próximos á la *eclosión* (diecinueve á veintiún días), revelan aún disposiciones más expresivas (figs. 2, *b* y 4). Reconócese también que las fibras cocleares mantienen su individualidad en todo el trayecto que media entre el ganglio y la membrana basilar, la cual perforan reunidos en pequeños fascículos. Cruzada esta membrana, las fibras suelen ofrecer un pequeño espesamiento local, correspondiente á los piés de las células de sostén, y describen á menudo algún escalón ó revuelta, para hacerse después verticales ú oblícuas y marchar al fin resueltamente en busca de las células ciliadas.

La mayoría de las fibras cruzan el epitelio sin ramificarse, y llegadas que son al nivel de los corpúsculos ciliados se espesan en base de cono, que se aplica íntimamente, como dedal al dedo, al polo profundo de estos elementos. Fórmase de esta suerte una articulación ajustada y de escasa extensión. En algunos de estos conos terminales se descubren algunas ramas pálidas, cortas, ascendentes, que amplían las superficies en contac-

to. Esta particularidad es, sobre todo, visible en las células ciliadas más próximas á la base ó porción inicial de la coclea. Por lo demás, la intimidad del contacto es tan grande, que cuando se han teñido á la par intensamente el cuerpo de la célula ciliada y el cono terminal nervioso, se diría que existe entre los dos una verdadera fusión, como las que Held ha supuesto en diferentes articulaciones nervioso-protoplásmicas de los centros y recientemente ha descrito en el pié terminal nervioso del órgano de Corti de los mamíferos (1).

Fig. 4.—Dos células ciliadas del embrión de pollo de diecinueve días, con la terminación de la fibra coclear.

Parecida disposición ha sido observada también por Bielschowsky y Brühl (2) en el caracol del cobaya. En su reciente trabajo nos hablan de una incrustación ó concrescencia, especie de fusión secundaria del protoplasma de la célula ciliada con el neuroplasma de la fibra aferente arribada del ganglio espiral. De todos modos, las figuras dadas por estos autores (figs. 20, 19, tabla VI) con referencia al órgano de Corti del cobaya, coinciden casi absolutamente con las nuestras concernientes á los embriones de pollo. En ellas se ve la fibra aferente ensancharse en cono terminal, que se suelda con el cabo profundo del corpúsculo ciliado. Dentro de dicho cono aparece un grupo de finas y cortas neurofibrillas, exclusivamente confinadas en el polo celular inferior.

Acaso imágenes semejantes observadas por Ayers (3) en preparaciones del órgano de Corti, teñidas por el proceder de impregnación de Golgi, le condujeron al error de atribuir á las células ciliadas el carácter de corpúsculos nerviosos bipolares.

También London y Perker (4), que han aplicado nuestro proceder del nitrato de plata reducido en los embriones de ratón, presentan la célula ciliada penetrada inferiormente por las fibras acústicas, cuyas neurofibrillas parecen resolverse dentro del protoplasma en una red terminal delicada. A juzgar por el examen de las figuras 28, 30 y 31, dadas por dichos sabios, tenemos por probable que estos han tomado, cual

(1) *Held:* Untersuchungen uber den feineren Bau der Ohrlabyrinthes, etc. Leipzig, 1902.

(2) *Bielschowsky u. Brühl:* Ueber die nervösen Endorgane im häutigen Labyrinth der Säugethiere. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 71, 1907.

(3) *H. Ayers:* Ueber das peripherische Verhalten des Gehörnerven und das Wert des Haarzellen des Gehörorganes. *Anat. Anz.* Bd. 8, 1893.

(4) *London u. Perker:* Ueber die Entwicklung des peripheren Nervensystems beim Säugethieren *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 67, 1906.

parte integrante de la célula ciliada, el cono final de la fibra nerviosa.

En parecido error ha debido caer Kolmer (1), que ha explorado con nuestro proceder de impregnación el caracol del ratón recién nacido. Este autor describe una red superficial de neurofibrillas, que sube desde la base á lo alto de la célula ciliada. Esta red, en gran parte intraprotoplásmica, constituye simple continuación de la fibra nerviosa acústica, que abordaría la célula ciliada por su cabo inferior. Comparando atentamente las figuras de Kolmer con nuestras preparaciones, estimamos probable que este sabio ha teñido el armazón intraprotoplásmico de las células ciliadas, contemporáneamente con el cono nervioso terminal, y la inmediación de ambas cosas le ha impuesto la ilusión de una continuidad nervioso-celular.

Dos hechos hay, sin embargo, que nos parecen susceptibles de evitarnos toda equivocación: 1.° En los embriones de pollo del octavo al duodécimo día, así como en los pájaros recién nacidos, las fibras nerviosas se presentan completamente independientes de las células ciliadas. Examínese la figura 3, *b*, donde hemos reproducido las terminaciones cocleares del embrión de pollo (duodécimo día), y se reconocerá que la ramificación final, no modelada todavía en cono terminal y compuesta de ramas ascendentes y horizontales yace por debajo de las células ciliadas. 2.° Aun en los embriones de diecisiete días en adelante, por cuya época, según dejamos consignado, el aparato terminal nervioso hállase casi del todo desenvuelto, se perciben á veces conos nerviosos finales accidentalmente desprendidos (por acción del microtomo) de la célula ciliada, que exhibe un cabo inferior liso y sin aspecto de mutilación.

Cada célula ciliada suele recibir un solo cono nervioso terminal. Sin embargo, no es raro observar (fig. 2, *a*) corpúsculos ciliados en relación por su polo profundo con dos y aun con tres conos terminales. Por lo común, uno de éstos, el principal, se ajusta al cabo inferior de dicho corpúsculo, mientras que los otros se aplican un poco por encima y á los lados.

Otra particularidad que sólo aparece con perfecta claridad en las enérgicas impregnaciones, consiste en la existencia de ramas nerviosas colaterales, destinadas á células ciliadas más ó menos distantes. Estas ramillas son muy finas y brotan, de ordinario en ángulo agudo, de la porción del tallo próximo al cono terminal. Hay, sin embargo, excepciones, cabiendo sorprender alguna vez colaterales brotadas mucho más abajo (fig. 2, *b*). En todo caso, tales ramas secundarias, después de un

(1) *Kolmer:* Beitrage zur Kenntniss des feineren Baues des Gehörorgan mit besonderen Berucksichtigung des Haussäugethiere. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 70, 1907.
Véase también: Ueber die Endigungweise des Nervus Octavus. *Zentralbl. f. Physiol.* Bd. XVIII, n° 20, 1904.

trayecto horizontal variable por debajo de las células ciliadas, acaban ramificándose en el polo inferior de una de éstas, complicando así el pequeño nido ó cáliz terminal formado por la fibra principal.

En los parajes próximos al arranque de la membrana tectoria, donde el epitelio es delgado, las colaterales, escasas en número, nos han parecido terminar en los corpúsculos ciliados vecinos. Al contrario, en las zonas más alejadas de dicho punto, las colaterales suelen ser más largas y se conexionan con elementos ciliados más ó menos distantes. De todos modos, si de ello hemos de juzgar por nuestros preparados, las colaterales

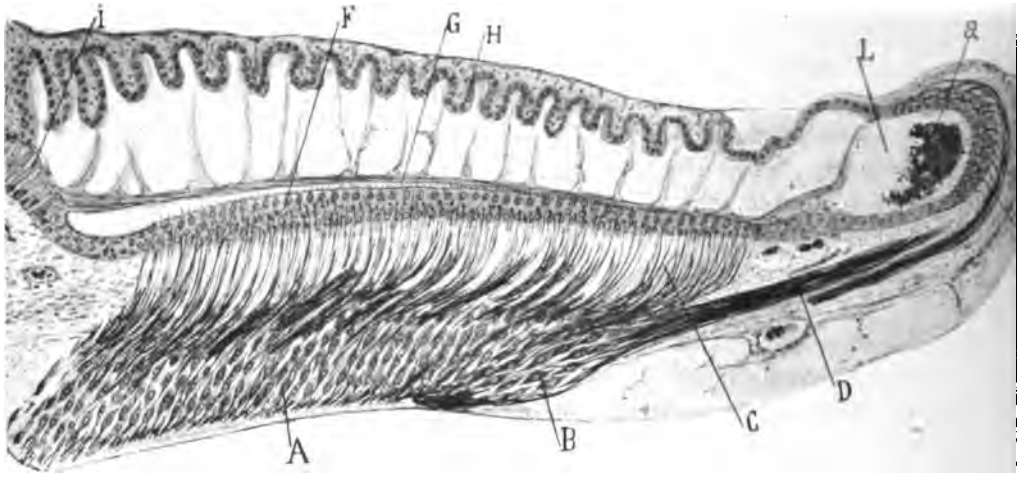


Fig. 5. — Corte longitudinal (casi frontal) de la lagena y parte basilar del aparato coclear del gorrión recién nacido. — A, Ganglio nervioso cuyas fibras marchan al aparato de Corti; B, Ganglio de la papila lagenaria; C, Fibras nerviosas cocleares; D, Haces destinados á la papila lagenal; E, epitelio lagenal; F, Células ciliadas de la papila basilar; G, Membrana tectoria; H, Membrana vasculosa; *a*, Otolitos.

son disposiciones relativamente raras. La mayoría de las fibras cocleares conservan su individualidad desde la célula gangliónica hasta el corpúsculo ciliado correspondiente. Por lo demás, también Bielschowsky y Brühl parecen haber sorprendido alguna de estas ramas colaterales.

La precedente descripción se refiere á la zona ó faja de la *papilla basilaris*, provista de células ciliadas. Pero hay una región en el órgano de Corti, en que el epitelio se espesa notablemente, apartándose los corpúsculos de sostén por gran cantidad de líquido intersticial. Esta región, desprovista de células ciliadas, presenta escasas fibras nerviosas, las cuales marchan oblicua ú horizontalmente hasta tocar el epitelio más superficial, bajo el que parecen ramificarse. La forma y disposición de esta ramificación no hemos podido estudiarlas bien, á causa de la excesiva co-

loración que suele adquirir la porción superficial de la formación epitélica.

Terminaciones nerviosas en la papila lagenal. — Sobre la disposición de estas terminaciones, los autores no nos ofrecen ningún hecho de observación exacta, á causa de la dificultad de colorearlas por los métodos de Ehrlich y del cloruro de oro. En cambio, nos dan noticias importantes sobre el epitelio de la papila lagenaria, en el cual Retzius distingue: una hilera superficial de células ciliadas, provistas de largas y finas pestañas, y un gran número de corpúsculos de sostén, cuyos núcleos se ordenan en varias capas basales (fig. 6). Es indudable que este epitelio se parece mucho más al de las máculas y crestas en que termina el nervio vestibular, que al constitutivo de la región terminal del coclear (*papilla basilaris*). En efecto, ya al primer golpe de vista, se aprecian diferencias entre la formación epitélica que nos ocupa y la de la porción basilar. Mientras las células ciliadas de la *pars basilaris* exhiben, según reconoció Retzius, un haz de pestañas rígidas, cortas y de desigual longitud (fig. 2, D), las células ciliadas de la lagena ofrecen únicas y larguísimas pestañas, que nadan en la endolinfa, poniéndose en contacto con grandes acúmulos de otolitos (fig. 6, *a*).

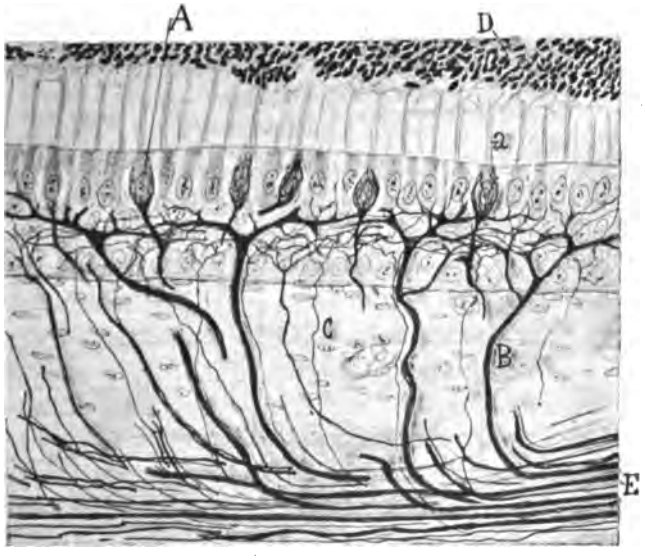


Fig. 6. — Corte de la papila lagenaria del embrión de pollo de diecinueve días. — A, Célula ciliada provista de nido terminal; B, Robusta fibra nerviosa; C, Fibra fina; D, Otolitos; E, Manojo de fibras nerviosas llegado del ganglio lagenal; *a*, Pestaña de las células ciliadas.

Mas, repetimos, sobre el modo de terminar de las fibras brotadas en el

ganglio lagenario se sabe muy poco. Todo lo que hallamos en la obra monumental de Retzius con relación á este punto se reduce á consignar que dichas fibras penetran en el epitelio y se dividen en él. En el dibujo correspondiente de la citada obra no aparecen ramificaciones nerviosas ni disposición ninguna terminal.

Nuestras observaciones sobre este particular son categóricas. Las terminaciones nerviosas de la *papilla lagenae* responden esencialmente al tipo de las terminaciones vestibulares en las máculas del sáculo y del utrículo. Ya en los pájaros recién nacidos y en los embriones de pollo del décimosegundo al décimocuarto día, se reconocen las arborizaciones finales, que son mucho más precoces que las correspondientes de la papila basilar. Pero sólo desde el día décimooctavo á décimonoveno (embrión de pollo) en adelante, alcanzan tales ramificaciones el máximo desarrollo. Como mostramos en la figura 6, existen dos clases de fibras terminales: gruesas y finas.

Las *fibras gruesas* (B), en continuación con los corpúsculos gangliónicos voluminosos del *ganglio lagenario*, se desprenden, describiendo arcos, del haz ó haces que cortornean la vesícula terminal de la coclea, cruzan oblicua ó directamente la capa fibrosa subepitelial, y llegadas al epitelio, se resuelven en una arborización amplia de ramas horizontales gruesas, de que provienen numerosos ramillos secundarios, situados por debajo de las células ciliadas. La disposición de estas ramificaciones corresponde enteramente á las del nervio vestibular (máculas y crestas acústicas), descritas en los mamíferos por Lenhossék, Niemack, Retzius, van Gehuchten, nosotros, etc. Algunas ramas finas secundarias toman un curso ascendente y acompañan á las células ciliadas hasta cerca de la superficie libre.

Además de estas fibras gruesas, resueltas en plexos horizontales por debajo del plano de las células ciliadas, obsérvanse también otras más escasas, particularmente concentradas en ciertos parajes de la papila lagenaria, las cuales, después de ramificarse como las primeras en el espesor de la formación epitelial y de contribuir al enriquecimiento del plexo nervioso horizontal, emiten ramas terminales ascendentes, acabadas en una especie de pincel fibrilar, que rodea íntimamente el polo profundo y buena parte del soma de ciertos corpúsculos ciliados (fig. 6, A). Semejantes células discrepan de los otros elementos ciliados en ser algo mayores y mostrarse rodeadas de una vacuola ó espacio vaginal lleno de líquido. Luego veremos que dichos corpúsculos, así como sus curiosos nidos nerviosos, preséntanse también en las crestas y máculas, donde termina el nervio vestibular.

Las *fibras finas y medianas* son bastante numerosas y acaban ramificándose en el plexo horizontal situado por debajo de los corpúsculos cilia-

dos (*c*). A menudo, se encuentran fibras gruesas acompañadas de axones finos, que también afectan la misma disposición terminal. Jamás los conductores delgados generan nidos pericelulares.

Sobre los cabos terminales de las células ciliadas de la lagena observarse una extensa acumulación de otolitos, fáciles de reconocer por colorearse en negro por el nitrato de plata (1). Es esta una nueva analogía de la lagena con las manchas acústicas del sáculo y utrículo, donde la capa de otolitos es disposición constante (fig. 6, D).

En suma, la *papilla lagenae* se nos presenta como un aparato especial construído bajo un tipo diferente del de la *papilla basilaris*, territorio de distribución del nervio coclear ó acústico propiamente dicho. Probable parece que las funciones de esta parte de la coclea sean también específicas, quiero decir, que no se refieran á la impresión de las ondas sonoras; mas en el estado actual de nuestros conocimientos, ninguna conjetura algo plausible cabe formular tocante al papel funcional de la lagena. ¿Representa este órgano, que no parece existir en los mamíferos, el famoso sentido de la dirección tantas veces buscado en vano en el laberinto de las aves? ¿O más bien sus oficios atañen al sentido de la audición, en el cual se encargaría de impresionarse de los ruídos ó palpitaciones no periódicas del aire, en tanto que los sonidos ó palpitaciones periódicas afectarían la *papilla basilaris*?

He aquí conjeturas sin base ninguna en qué apoyarse y que no tienen más valor que el de meras posibilidades. Al porvenir toca ilustrarnos sobre la significación y oficio de dicho aparato terminal, que, hoy por hoy, se nos presenta con caracteres profundamente enigmáticos.

II. — Terminaciones periféricas del nervio vestibular

Parcos seremos sobre este punto por habernos ocupado ya de él en otro trabajo (2). Como las investigaciones de numerosos neurólogos han demostrado (Schultze, Ebner, Meyer, Kuhn, Retzius, etc.), la porción posterior ó vestibular del nervio auditivo de las aves emana de un ganglio especial intracraneal, voluminoso, situado por detrás de la base del ganglio de la coclea y homólogo indiscutiblemente del *ganglio de Scarpa* de los

(1) El método del nitrato de plata reducido colorea constantemente las sales calcáreas de las preparaciones microscópicas (infiltración calcárea patológica, fases de la osificación normal, etc.). Esta singular afinidad de la cal por la plata coloidal pudiera aprovecharse para la investigación de los depósitos calcáreos de los tejidos normales y patológicos.

(2) *S. R. Cajal:* Asociación del método embrionario con el proceder del nitrato de plata reducido, etc. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo III, 1904.

mamíferos. Las prolongaciones periféricas de estas células bipolares gangliónicas reúnense en varios fascículos, que proveen de terminaciones nerviosas á las *manchas acústicas* del sáculo y del utrículo, á las *crestas ampulares* de los tres conductos semicirculares y, en fin, á la llamada *mácula neglecta*.

No describiremos estas regiones provistas de terminaciones nerviosas. La estructura del epitelio de las crestas y manchas acústicas es harto conocida, y nuestras observaciones no añadirían ningún detalle nuevo. Bástenos declarar que, en nuestros preparados de pájaros recién nacidos ó de pocos días, así como en los embriones de pollo y de pato, hemos plenamente confirmado las descripciones clásicas de Retzius. Como aparece en las figs. 7 y 8, las susodichas regiones epiteliales exhiben dos órdenes de células: las *ciliadas* de forma ovoidea, dispuestas en hilera discontinua superficial y provistas en su cabo libre de una pestaña gruesa y de forma cónica; y las *células de sostén* ó células fibrilares, tan largas que alcanzan de alto á bajo los dos límites de la formación epitelial, y en cuya porción inferior, más espesa que la superficial, yace el núcleo. Este núcleo reside á alturas diversas en cada corpúsculo de sostén, lo que explica las varias hileras de núcleos que se descubren en la porción profunda ó basal del epitelio.

Por lo que toca á la disposición de las células gangliónicas y terminaciones nerviosas, queremos solamente insistir sobre algunos detalles no consignados en nuestro trabajo anterior sobre el tema (1).

Expongamos desde luego una particularidad visible en la figura 1, *d*. Créese generalmente que el nervio vestibular procede del mencionado ganglio de Scarpa y, en efecto, así es para la inmensa mayoría de sus fibras, según puede notarse en la figura 1, B. Pero hay, en realidad, otro ganglio mucho menos importante, de donde parten ramas destinadas á la cresta ampular anterior y que, para distinguirlo del principal, lo designaremos *foco vestibular accesorio ó de la ampolla anterior* (fig. 1, *d*). Reside este acúmulo gangliónico en el trayecto mismo de la rama vestibular anterior, dentro de la cavidad ampular correspondiente y á cierta profundidad por debajo de la cresta ampular. Sus células son grandes y afectan forma bipolar, mostrando una recia expansión terminada en el epitelio de la cresta, y otra que, mezclada con las demás fibras nerviosas, aborda el ganglio de Scarpa. Por lo demás, la citada cresta ampular recibe, además de las expansiones brotadas en el foco accesorio, numerosos conductores robustos nacidos, según se ve en la figura 1, F, de la porción más anterior y superior del ganglio de Scarpa.

(1) *S. R. Cajal:* Asociación del método embrionario con el proceder del nitrato de plata, etc. *Trab. del Lab. de Inves. biol.* Tomo III, 1904.

Tocante al modo de terminar las fibras vestibulares, nuestros recientes estudios confirman esencialmente las ya antiguas descripciones de Retzius (aves) y las más modernas de Lenhossek (1), Niemack (2), Retzius (3), van Gehuchten (4), Held (5), nosotros (6), Kolmer y Bielschowsky (diversos vertebrados). Como expresábamos entonces, las ramas periféricas del ganglio de Scarpa de las aves, tanto las destinadas á las crestas como á las máculas acústicas, son de dos clases: *colosales* y *delgadas*.

Las *fibras colosales* se distribuyen de preferencia en la porción culminante y porción lateral de las crestas acústicas. La periferia de estas regiones sólo contiene fibras medianas ó finas. Lo característico de las fibras colosales consiste, según descubrió Retzius, en dividirse, una vez llegadas al espesor del epitelio, en dos ó más ramas robustas insertas en el cabo profundo de las células ciliadas, como los pedículos de un fruto (fig. 7, E).

Otro importante rasgo señalado por Held, que trabajó con un método especial de coloración, consiste en que el protoplasma de la fibra aferente (protoplasma rico en *neurosomas*) envuelve al corpúsculo ciliado, incrustándose ó soldándose con él, según la frase favorita de este sabio. Pero ni Retzius ni Held conocieron detalladamente la estructura del aparato terminal pericelular, que sólo revelan los métodos neurofibrillares.

Nuestras investigaciones demostraron que la rama arribada al polo celular no se termina bruscamente en éste, sino que se dilata en una especie de copa ó dedal formado por multitud de ramillas ascendentes que rodean íntimamente el contorno del corpúsculo ciliado y que se prolongan hasta cerca del polo superficial de éste. Es de notar que las células ciliadas en relación con las fibras colosales son algo más grandes que las otras y se encuentran rodeadas por un espacio plasmático de figura ovoidal que nos parece demasiado extenso y constante para ser efecto de los reactivos. Frecuentemente, las células ciliadas radiadas hállanse á distancia, apareciendo relativamente largos los pedículos termi-

(1) *Lenhossék:* Die Nervenendigungen in der *Maculae* und *Cristas acusticae. Nach einen am. 24 mars 1898, in der Versammlung. der Anat. Geselsch. in Göttingen gehalt. Vortrag.*

(2) *Niemack: Maculae* und *Cristae acusticae* mit Ehrlich s' Methylenblaumethode. Merkel und Bonnet's Anat. Hefte. Bd. II. 1892.

(3) *G. Retzius:* Die Endigungsweise der Gehörnerven. *Biol. Untersuch. N. F.* Bd. III, 1892.

(4) *Van Gehuchten:* Contribution à l'étude des ganglions cerebro-spinaux. *La Cellule.* Tom. VIII, 1892.

(5) *Hans Held:* Zur Kenntnis des Cortischen Organes und der ubrigen Sinnesapparatte des Labyrinthes dei Säugethieren. *Abhand. der math-phys. Klasse der Königl. sachs. Gesellsch. der Wissen.* Teubner, 1902.

(6) *Cajal:* Loc. cit. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo III, 1905.

nales (fig. 7, F); otras veces, por lo contrario, las células yacen próximas, formando pléyade (fig. 7, E) y, por consiguiente, los pedículos son cortos y recios y aun pueden faltar éstos, sustituídos por una ramificación en pincel, dentro de cuyos intersticios yacen las células ciliadas. Esta arborización pericelular se caracteriza por la dispersión de las neurofibrillas de cada rama, las cuales engendran un plexo tupido y á trozos una verdadera red íntimamente aplicada á la periferia del protoplasma. Este apretado nido nervioso ha sido también observado por Kolmer en las manchas acústicas del ratón (método del nitrato de plata reducido), describiéndolo como una red neurofibrillar tupida que se extiende por buena parte de la célula; pero según este autor, esta red yacería no encima,

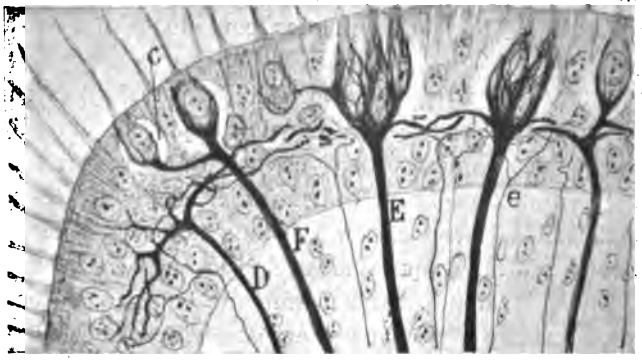


Fig. 7. — Fibras vestibulares terminadas en una cresta acústica (pájaro de pocos días). E, Fibra colosal destinada á varias células ciliadas; F, Otra que genera dos nidos terminales; D, Fibra que se resuelve en un plexo horizontal intraepitelial.

sino dentro del protoplasma. En nuestros preparados, el nido se presenta constantemente pericelular. Por lo demás, Kolmer ha visto también fibras colosales generar dos nidos neurofibrillares terminales, disposición hace tiempo descubierta por Retzius. Recientemente, Kolmer ha confirmado la presencia de dicha red terminal en el gato y hombre (1).

La citada terminación múltiple de las fibras gruesas mediante redes neurofibrillares pericelulares, ha sido bien observada recientemente en el cobaya (crestas acústicas) por Bielschowsky y Brühl. Estos autores dibujan también en torno de las células ciliadas un amplio espacio plasmático. Pero el hecho más interesante consignado por dichos sabios consiste en el encuentro, dentro del protoplasma de la célula ciliada, de un anillo neurofibrillar independiente. En nuestros preparados de embriones de ave y de pájaros recién nacidos, este anillo no se ha desarrollado todavía ó no posee apetencia por el nitrato de plata coloidal.

(1) *Kolmer: Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 70, 1907.

Además de estos nidos, cada fibra colosal emite ramas robustas horizontales nacidas por debajo de aquéllos ó de uno de los pedículos finales, las cuales marchan horizontalmente y complican el plexo nervioso existente por debajo de las células ciliadas (Fig. 7).

En fin, en los parajes próximos á la base de las crestas y en el lado de éstas pobre en nidos pericelulares, no es raro hallar algunas fibras colosales ó medianamente gruesas que se descomponen simplemente en ramas horizontales (fig. 7, D).

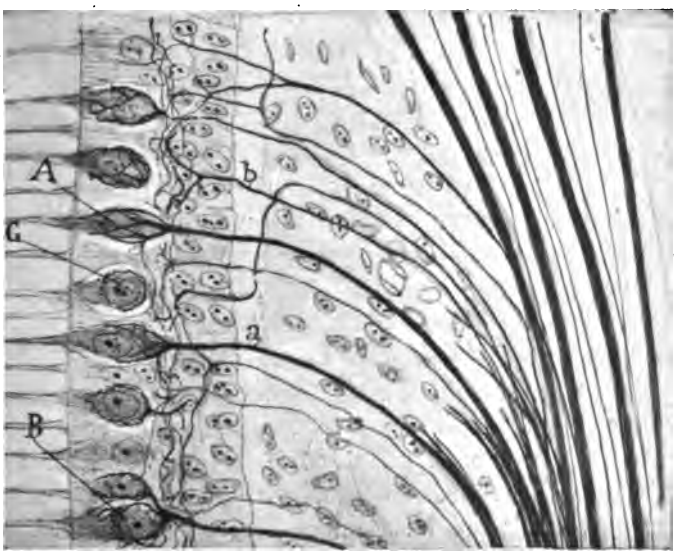


Fig. 8. — Corte de la mancha acústica del utrículo del gorrión de pocos días. — A, Nidos pericelulares formados por fibras de mediano espesor; B, Otra fibra que genera dos nidos; C, Corpúsculo ciliado oblicuamente cortado; *b*, Fibra fina destinada al plexo horizontal intra-epitelial.

Las *fibras finas y medianas* hállanse mezcladas con las gruesas, abundan más en las regiones periféricas que en el centro de las crestas y sus ramificaciones no engendran jamás nidos nerviosos, limitándose á enriquecer el plexo horizontal emplazado por debajo de los corpúsculos ciliados (fig. 7, *e*). Este plexo horizontal intraepitélico corresponde exactamente en forma, posición y conexiones al magistralmente descrito por Lenhossék en los mamíferos. De él proceden algunas pocas ramas finas ascendentes en contacto con los lados de los corpúsculos ciliados.

En general, esta descripción sumaria se refiere tanto á las terminaciones vestibulares de las máculas como de las crestas. Sin embargo, coincidentes en lo esencial, las máculas acústicas se diferencian de las cres-

tas en que las fibras robustas que en ellas tienen su arborización final son menos recias que las destinadas á estas últimas. También los nidos son menos numerosos y pobres en ramas en las máculas que en las crestas.

En la figura 8 mostramos, para facilitar la comparación, las terminaciones ofrecidas por la mácula del utrículo y en la figura 7 las que se hallan en la cresta ampular externa. Según aparece en el esquema de la figura 1, D, donde mostramos el conjunto del aparato vestibular, de la misma gruesa corriente nerviosa destinada á la cresta ampular externa destaca un grupo de conductores que, marchando hacia atrás y describiendo arcos, se distribuyen en el sáculo. Notemos, desde luego, la diferencia de espesor de las fibras consagradas á una y otra región terminal y reparemos que mientras las colosales de la cresta forman dos y más nidos robustos, las más gruesas de la mácula del sáculo (siempre menos espesas que las anteriores) generan solamente un nido terminal de ramas ascendentes relativamente finas. En algunas células oblicuamente cortadas (fig. 8, C) descúbrese un fino plexo neurofibrillar periprotoplásmico, plexo que á primera vista se diría independiente y acaso yacente en la periferia del cuerpo celular; mas el examen de los cortes seriados revela que tales finos plexos están en continuación con fibras nerviosas situadas en planos más altos ó bajos que la célula enfocada. Por lo demás, en las manchas del utrículo y del sáculo las fibras finas y de mediano espesor abundan, en proporción de las gruesas, mucho más que en las crestas acústicas.

En fin, un rasgo diferencial bien visible en los embriones de ave consiste también en que las crestas ampulares carecen de otolitos, mientras que las manchas acústicas del sáculo, utrículo y lagena los poseen en abundancia.

LOS GANGLIOS CENTRALES DEL CEREBELO DE LAS AVES

POR

S. R. CAJAL

Las dudas aún subsistentes sobre las conexiones distantes del ganglio del techo y de la oliva cerebelosa en los mamíferos, á causa de la gran dificultad de perseguir sus axones en el gran *complexus* de la substancia blanca central del cerebelo, nos han movido á estudiar dichos focos en las aves jóvenes ó en estado embrionario, donde parece, *a priori*, que el problema ha de ser más abordable, tanto por la cortedad de las distancias interfocales como por la mayor sencillez estructural de los focos cerebelosos.

Al efecto, nos hemos servido del método de Weigert, así como del proceder del nitrato de plata reducido, que posee para el caso actual la ventaja de colorear en negro ó pardo las vías formadas por axones espesos, y de no impregnar ó de impregnar en tonos pálidos los cilindros-ejes de mediano ó escaso diámetro y de tardía maturación.

El interior del cerebelo de las aves posee acúmulos grises, correspondientes, sin duda, á los focos intracerebelosos de los mamíferos. Pero dichos ganglios se han estudiado poco y con recursos harto insuficientes. Así que no sabemos todavía con certidumbre cuántos son los núcleos intracerebelosos de las aves, ni cuál es su homología con relación á la de los mamíferos.

Según Kölliker, los focos cerebelosos de las aves corresponderían al ganglio del techo de los mamíferos (1). Edinger (2), que ha estudiado dichos ganglios en toda la serie animal, dibuja un foco globuloso situado cerca del rafe (*nucleus globosus cerebelli*) y un ganglio lateral del vermis, homólogo, al parecer, de la oliva de los mamíferos (*Nuclei laterales Vermis*).

Pero quien más detalladamente ha analizado estos acúmulos grises es Brandis, que se ha servido al efecto, y de manera preferente, del método

(1) *Kölliker:* Handbuch des Gewebelehre des Menschen. 2 Band. 6 Aufl, 1898.
(2) *Edinger:* Vorlesungen uber den Bau des nervosen Centralorgane, &. 6 Aufl., 1900.

de Weigert-Pal (1). Este autor diferencia tres aglomeraciones ganglionicas: una *interna*, voluminosa, situada á los lados de la línea media, junto á la rendija vertical comunicante con el ventrículo; *otra externa*, alargada en sentido vertical, compuesta de varias pléyades celulares próximas; y, en fin, un foco *posterior* de gruesas neuronas, que Brandis llama *núcleo del pedúnculo cerebeloso* (*nucleus processus cerebelli*), por estar emplazado en el espesor mismo del pedúnculo cerebeloso inferior, no lejos y por delante de los focos acústicos.

En cuanto á las conexiones de estos focos, las investigaciones de Brandis no son concluyentes, porque el método de Weigert-Pal no permite decidir si una fibra comienza ó termina en un acúmulo gris, ni perseguir su itinerario al través de la substancia blanca inmediata. Sin embargo, conforme prueban los dibujos, este autor ha logrado fijar buena parte del curso del pedúnculo cerebeloso inferior y superior, diferenciar las vías comisurales intracerebelosas y precisar la existencia de dos vías cerebelobulbares, una cruzada y otra directa, relacionadas con el ganglio interno ó del techo.

En un breve estudio acerca de los ganglios cerebelosos, publicado en 1894 (2) y basado en las revelaciones del método de Golgi, distinguimos nosotros: 1.° *Ganglio interno* voluminoso, homólogo del ganglio del techo de los mamíferos, situado entre dos comisuras transversales. 2.° *Grupo ganglionico lateral*, compuesto de tres núcleos escalonados que, por su posición, distínguense en *interno*, *externo* y *superior*. 3.° En fin, un acúmulo gris más inferior, llamado por Brandis *núcleo del pedúnculo* y por nosotros foco *cerebeloso-acústico*.

En cada uno de estos ganglios describimos: *a*, arborizaciones y plexos terminales, formados por fibras aferentes; *b*, colaterales de fibras de paso y marginales; *c*, y, en fin, gruesos corpúsculos estrellados, cuyo axon sale del acúmulo gris é ingresa en la substancia blanca inmediata. La marcha de estos axones se nos presentaba rodeada de dificultades, por la gran cantidad de fibras simultáneamente teñidas por el cromato argéntico en la substancia blanca; no obstante, dimos como probables los siguientes itinerarios: los axones nacidos en el ganglio interno ó del techo, marchan descendiendo á la comisura intracerebelosa inferior, donde se hacen transversales, dirigiéndose unos al rafe para cruzar la línea media é ingresar en la mitad opuesta de dicha comisura, y marchando

(1) *Brandis:* Untersuchungen uber das Gehirn des Vögel, II Theil. Das Kleinhirn. *Arch f. mikros. Anat.* &., 43 Bd., 1894.

(2) *Cajal:* Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo II. Ganglios cerebelosos. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*, 2 serie. tomo III, 1.° Agosto 1894.

Véase también *Histología del sistema nervioso*, &. Tomo II, pág. 415.

otros hacia afuera para constituir la porción homolateral de esta misma vía transversal. En cuanto á los cilindros-ejes brotados de las pléyades laterales, caminan resueltamente hacia abajo sin inclinarse hacia la línea media y se pierden en el bulbo raquídeo.

Como se ve, estos datos son bastante incompletos. De todos modos, señalan una distinción anatómica precisa entre los focos del techo y olivares. En efecto, de ellos resulta que mientras buena parte de las fibras del primero cruzan el rafe, las emanadas del segundo (pléyades laterales) tienen carácter homolateral y bajan, perdiéndose en el bulbo.

Quedaba, no obstante, por esclarecer un importante problema. Los estudios efectuados por diversos autores y por nosotros mismos, han probado que la oliva cerebelosa de los mamíferos representa la estación de origen del pedúnculo cerebeloso superior; ahora bien, ¿el ganglio del techo se comporta como la oliva, enviando sus fibras á dicho pedúnculo? ¿No podría esta vía nerviosa recibir fibras homolaterales arribadas del ganglio del techo de su lado, y contralaterales llegadas por el camino de la comisura intracerebelosa del foco tectal del opuesto?

Esta interpretación, en virtud de la cual indentifícanse substancialmente ambas categorías de ganglios, tenía en su contra una razón de lógica económica. La Naturaleza no suele cometer redundancias, y supuesta la citada participación de los dos órdenes de focos en la formación del pedúnculo cerebeloso superior, resultaba un hecho extraño, á saber: que una parte de las fibras de dicho pedúnculo había de sufrir dos entrecruzamientos: uno inicial, dentro del cerebelo (fibras internas, nacidas en el ganglio del techo), y otro ulterior, con ocasión de la decusación total de los pedúnculos cerebelosos, verificada en la región de la calota y al nivel del plano frontal donde radica el núcleo del nervio patético.

De esta embarazosa incertidumbre han comenzado á sacarnos las investigaciones anatomo-patológicas de Russel (1), efectuadas en los mamíferos, de las cuales resulta que el ganglio del techo es totalmente ajeno á la producción del pedúnculo cerebeloso superior y da origen á un fascículo intracerebeloso horizontal cruzado que, después de costear por dentro el cuerpo restiforme, descendería al bulbo raquídeo. Tales observaciones completan muy felizmente los datos incompletos consignados por nosotros en 1894. El citado haz cruzado, designado por Russel *faisceau en crochet*, ha sido confirmado por Thomas, Probst, Lewandowsky y Van Gehuchten, autores que no concuerdan enteramente en sus apreciaciones acerca del origen y terminación de esta vía. Así, Thomas (2) hace

(1) *Russell:* Degenerations consequents on experimental lesions of the cerebellum. *Phylos. Trans.* Vol. 186, 1895.

(2) *Thomas:* Le cervelet. París, 1897.

provenir esta vía del núcleo dentado y ganglio del techo, y pone su paradero parte en el foco triangular del acústico y parte en la médula espinal. Probst (1), que asigna á dicho haz igual origen, le atribuye como estación terminal el *núcleo de Burdach*, la *substancia reticular del bulbo* y el *cordón anterior* de la médula. Lewandowsky (2) lo persigue inferiormente no más hasta el *foco de Bechterew*, el *núcleo acústico dorsal* y una masa gris inmediata al cordón solitario bulbar. En fin, Van Gehuchten (3), después de confesar que el método de Marchi, de que se han servido de preferencia dichos sabios, no permite establecer con precisión el paradero inferior de la vía de Russel ó *fascículo cerebelo-bulbar*, se inclina á admitir su terminación en el foco de Deiters y masas grises vecinas, sin perjuicio de comprobar también la existencia de una corriente más anterior, que ingresa en la substancia reticular del bulbo.

Nuestras recientes investigaciones, practicadas en los pájaros recién nacidos y embriones de pollo y pato con el nitrato de plata reducido, nos han permitido, según veremos luego, confirmar el descubrimiento de Russel y allegar algunos datos positivos, tanto sobre el origen del pedúnculo cerebeloso superior de las aves, como sobre la estructura de los diversos focos cerebelosos.

El examen de una serie de cortes frontales del cerebelo de las aves (pájaros de algunos días), permite reconocer con la mayor facilidad los siguientes focos centrales de substancia gris:

a) El foco yuxta-ventricular ó interno, correspondiente al *núcleo interno* de Brandis, al *foco globoso* de Edinger, y evidentemente homólogo del *ganglio del techo* de los mamíferos. Nosotros lo describiremos bajo esta última designación (fig. 1, A).

b) El *foco semilunar ó intermediario*, situado por fuera y cerca del precedente y correspondiente al *núcleo lateral cerebeloso* de Brandis. Este foco nos parece homólogo, no de la oliva, sino del *émbolo* del cerebelo de los mamíferos (fig. 1, B). Corresponde á nuestro *grupo cerebeloso interno*. Entre el foco semilunar y el tectal aparece un acúmulo gris prolongado, conteniendo pequeñas neuronas y que llamaremos *núcleo intercalar ó laminar* (fig. 1, *f*).

c) El *foco lateral inferior*, situado enfrente y cerca de los rudimentarios hemisferios cerebelosos (fig. 1, C). Este núcleo no ha sido descrito por Brandis, aunque aparece reproducido en uno de sus dibujos.

(1) *Probst:* Anatomie u. Physiol. des Kleinhirns. *Arch. f. Psychatrie*, 1902.

(2) *Lewandowsky:* Beitrage zur Anatomie des Hirnstammes. *Journ. f. Psych. u. Neurol.* Bd. II, 1903.

(3) *Van Gehuchten:* Anatomie du système nerveux de l'homme. 4 édit., 1906, página 966.

d) El *foco lateral superior*, también colocado lateralmente y por debajo de las pequeñas circunvoluciones cerebelosas laterales, pero en un plano más proximal que el precedente. Este acúmulo gris no parece haber sido reconocido ni designado por ningún autor. Ambos ganglios laterales nos parecen homólogos de la oliva cerebelosa de los mamíferos.

e) Los *núcleos gemelos ó de células gigantes*, emplazados muy atrás en pleno haz cerebelo-acústico (fig. 1, D, E). Corresponden en parte al *núcleo del processus cerebelli* de Brandis y á nuestro antiguo *foco cerebeloso-acústico*. Su homología es muy dudosa, pero teniendo en cuenta su posición, la talla de sus células y la marcha de sus axones, nos inclinamos á indentificarlo con el *ganglio de Bechterew* de los mamíferos.

I. **Ganglio interno ó del techo.** — Este acúmulo gris, que afecta forma esferoidal, es el más voluminoso de los focos cerebelosos. Yace junto á la línea media, entre dos planos de fibras nerviosas transversales, y está separado de su compañero por una prolongación lineal del ventrículo cerebeloso (fig. 1, A).

Hay en él que considerar las células y sus fibras aferentes y eferentes.

a) *Neuronas.*—Son multipolares, de mediana talla (24 á 30 μ) y poseen dendritas que marchan en todas direcciones, aunque dominando la ascendente. En la figura 2 mostramos el aspecto general de estas células y del plexo protoplásmico que engendran en el espesor del ganglio. Nótese la longitud de las dendritas, su preferente marcha hacia lo alto punto de ramificación de las fibras nerviosas aferentes, en fin, su núcleo á veces marginal, etc. En la región más interna del ganglio las células afectan mayor dimensión, como puede verse en las figuras 2, A y 3.

Como se aprecia en la figura 1, A, las neuronas del ganglio del techo no residen en todo el grueso ganglionar. Constituyen pléyades interrumpidas por el paso de fascículos de substancia blanca y alineadas en un círculo interrumpido abierto por arriba (figs. 1 y 3). Esta especie de híleo superior representa la principal puerta de entrada de las fibras aferentes. Por lo demás, el aspecto del círculo ganglionar varía mucho, según los cortes, notándose en algunos de ellos pléyades celulares que hacen irrupción en la región central, y aun en el híleo superior.

Fibras aferentes.—Penetran, según dijimos más atrás, por el híleo superior, es decir, por el vacío celular que se ofrece en la porción superior del ganglio. Son estas fibras numerosísimas y provienen de lo alto, siendo posible seguirlas hasta las láminas de substancia blanca de las circunvoluciones del vermis. En los preparados del nitrato de plata reducido preséntanse más delgadas y pálidas que los axones eferentes, y revelan numerosas dicotomías. Las ramas que de ellas emanan dirígense hacia las células, engendrando un plexo de hilos pálidos, cuya terminación no

aparece en estas preparaciones. En cambio, en las ejecutadas por el método de Golgi, se comprueba, según expusimos en otros trabajos, que se resuelven en plexos pericelulares apretados, cuyas últimas ramillas, flexuosas y varicosas, acaban libremente.

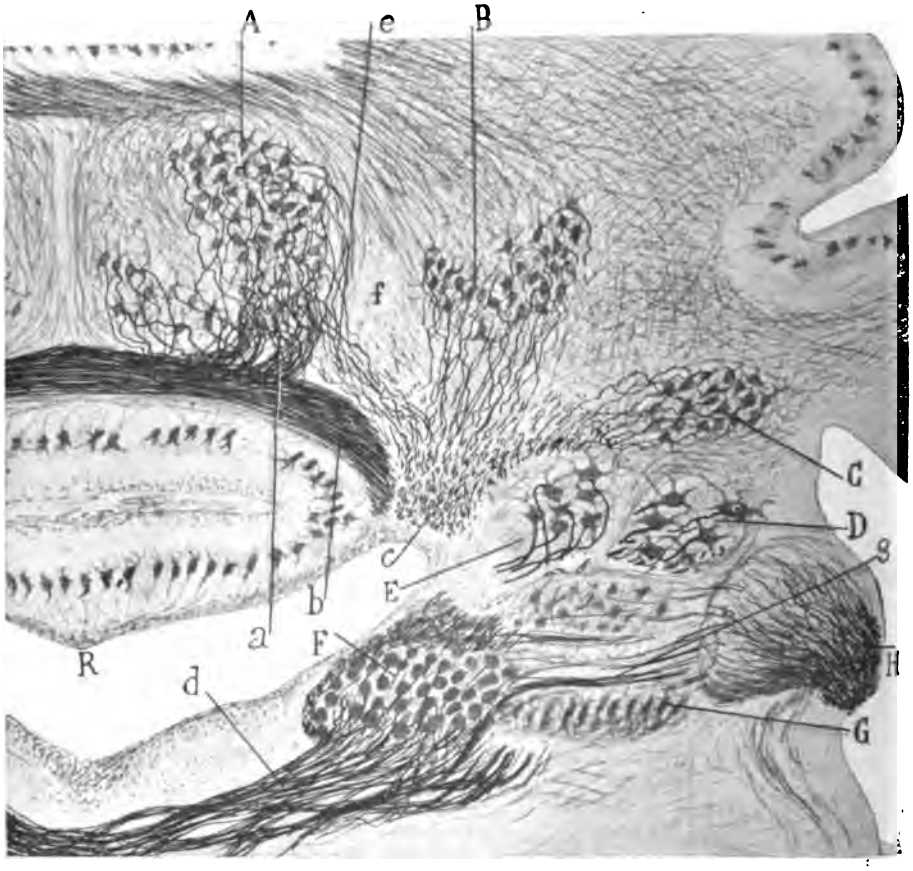


Fig. 1. — Corte del cerebelo y región acústica del bulbo de un gorrión de ocho días. A, Ganglio del techo; B, Foco semilunar; C, Núcleo lateral inferior; D; E, Núcleos gemelos de células gigantes; F, Foco de células gruesas destinado al nervio coclear; G, Foco laminar también perteneciente á este nervio; H, Nervio coclear; R, Lingula cerebelosa; *a*, axones destinados al haz tecto-bulbar cruzado; *b*, Fibras de este haz después del cruce; *c*, Pedúnculo cerebeloso superior; *d*, Vía acústica cruzada; *e*, Fibras tecto-bulbares homolaterales; *f*, Núcleo intercalado.

Nuestras investigaciones dan mucha probabilidad á la opinión, hace tiempo sustentada por nosotros, de que las fibras aferentes del ganglio del techo provienen de la corteza cerebelosa, y representan axones de las células de Purkinje. Con lo cual no pretendemos excluir el arribo de conductores aferentes de otras procedencias, por ejemplo, ramas colaterales

de las *vías vestíbulo-cerebelosas* y derivaciones de una vía de gruesos conductores ascendentes, de que más adelante nos ocuparemos.

Fibras eferentes. — Hállanse constituídas por los cilindros-ejes de las células del ganglio del techo, las cuales emergen totalmente del cerebelo, según mostramos en las figuras 1 y 3.

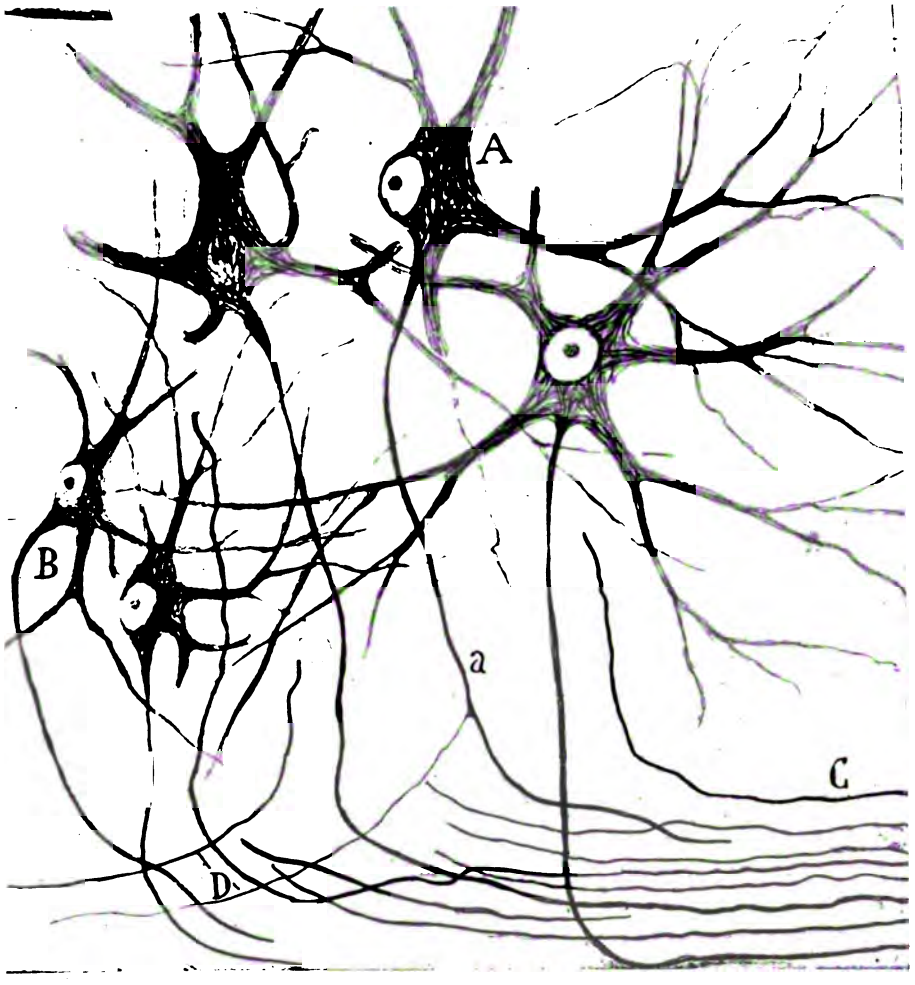


Fig. 2. — Células del ganglio del techo del gorrión de pocos días. — A, Células grandes; B, Células pequeñas; C, Axones destinados á la vía tecto-bulbar cruzada; D, Fibras para la vía tecto-bulbar directa.

Estos axones son robustos, destacando admirablemente de las dendritas y fibras aferentes (que adquieren en las preparaciones del nitrato de plata un tono mucho más pálido y rojizo), por lo cual pueden perseguirse

con extraordinaria facilidad desde las células de origen hasta los haces de substancia blanca á que se incorporan. Por la diferencia de itinerario, distínguense tales conductores en *homolaterales* y en *cruzados* ó contralaterales. Forman los primeros la *vía tectobulbar directa ó accesoria*, y los segundos la *vía tectobulbar cruzada ó principal*. Algunos de los cilindros-ejes más robustos de esta última vía emiten, al cambiar de dirección para hacerse horizontales, una rama externa que se incorpora al manojo homolateral (fig. 2, *a*).

a) *Vía tectobulbar homolateral.*—Una serie de cortes frontales del cerebelo de los pájaros nos revela que las fibras homolaterales proceden muy especialmente de la porción más posterior ó distal del foco que nos ocupa. Así, en los cortes más posteriores, la comisura intracerebelosa ó transversal, situada por debajo de los núcleos tectales, no se ha formado aún, mientras que aparece ya modelado un haz robusto de fibras horizontales dirigidas hacia afuera y brotadas de todas las regiones del ganglio. Al revés, los cortes más frontales muestran de preferencia el origen del haz cruzado con algunas fibras laxas, homolaterales, que marchan horizontalmente por encima de las cruzadas para, en definitiva, incorporarse á éstas y generar juntas una robusta vía descendente.

Vía tectobulbar cruzada. — Más robusta que la anterior, comienza hacia el tercio medio del ganglio y llega á su apogeo al nivel del tercio anterior ó distal. Nada más fácil que perseguir los axones que la forman desde su origen hasta más allá de la línea media. Como se ve en la figura 1, tales conductores brotan de toda la circunferencia ganglionar, marchando algunos por fuera y la mayoría por dentro de esta circunferencia; reúnense después en paquetes que descienden oblicuamente hacia abajo y adentro para incorporarse, en fin, á la vía *tectobulbar cruzada* situada transversalmente por debajo de ambos focos tectales y encima de un pequeño lóbulo cerebeloso medio semejante á la língula de los mamíferos. La sucesiva llegada de estas fibras, junto con los conductores homolaterales, engendra una robusta vía horizontal que se hace después descendente, saliendo del cerebelo incorporada á la parte interna del cuerpo restiforme.

Esta vía descendente es homóloga del *faisceau en crochet* de Russel ó vía *cerebelo-bulbar* de los mamíferos (Lewandowsky, van Gehuchten, etcétera). En las aves es fácil seguir su curso desde su origen hasta su entrada en el cuerpo restiforme. Como se aprecia en la figura 3, G, sus fibras directas y cruzadas costean íntimamente el lóbulo ó punta cerebelosa del rafe é inclinándose hacia adelante y afuera se sitúan en el ángulo lateral del ventrículo, por dentro del pedúnculo cerebeloso superior. En las secciones frontales que pasan por encima de los focos acústicos, el manojo se

dilata, abandonando el vermis cerebeloso inferior y juntándose al pedúnculo cerebeloso inferior cuyo lado interno constituye. Incorporadas á este pedúnculo, las dos vías tectobulbar directa y cruzada generan la gran corriente *cerebelo-bulbar*. Este gran manojo formado principalmente de fibras decusadas marcha hacia adelante y á los lados costeando por fuera la porción descendente del trigemino y substrayéndose á la observación. En este paraje sus fibras se mezclan de tal modo con las de la *vía cerebelosa ascendente* de Flechsig y con las procedentes de la *oliva bulbar*

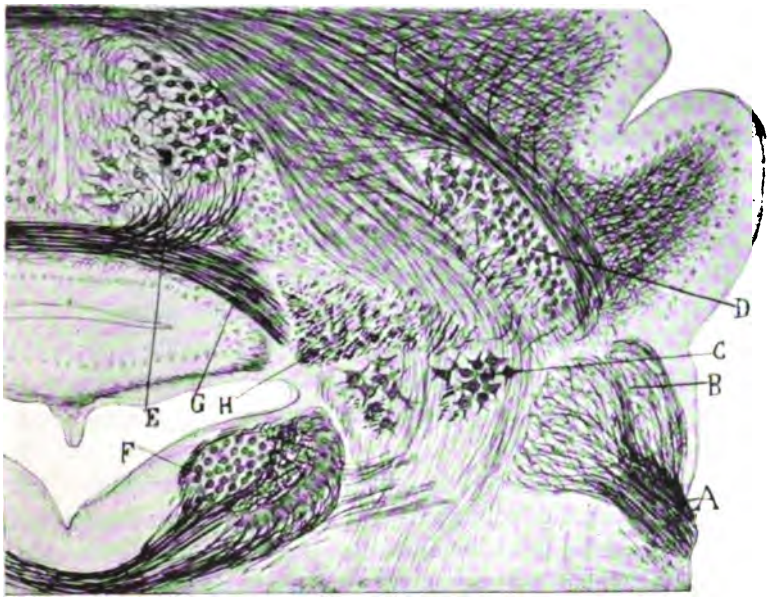


Fig. 3. — Corte del cerebelo y bulbo de un pájaro recién nacido. — A, Nervio coclear; B, Foco angular; C, Focos gemelos de gruesas células; D, Núcleo lateral superior del cerebelo; E, Ganglio tectal; G, Vía tecto-bulbar cruzada; H, pedúnculo cerebeloso superior.

inferior que es fuerza abandonar todo propósito de persecución individual de las mismas. Ignoramos, pues, cual sea el paradero inferior de la *vía cerebelo-bulbar*. Pero podemos afirmar resueltamente que en las aves esta vía es completamente agena á los núcleos de Bechterew, Deiters y demás ganglios vestibulares y acústicos.

Foco intermediario. — Situado por fuera del *ganglio del techo* y en el espesor de la substancia blanca del cerebelo, esta masa gris ofrece una sección frontal irregularmente semilunar con una concavidad dorsal y dos alas laterales cuyo espesor, dirección y longitud varían según las secciones estudiadas (fig. 1, B).

Así en los cortes más superiores afecta el foco una disposición plegada que recuerda groseramente la de una N. Diversamente, en las secciones más distales, cuando el cerebelo se presenta ya separado del bulbo, el perímetro del foco se empequeñece y exhibe inferiormente una larga prolongación caudal que se extiende muy cerca de la superficie ventricular, hacia abajo y adentro (*apéndice falciforme*), hasta aproximarse al foco del techo.

Sus *células*, gruesas y multipolares, aseméjanse á las del foco tectal, así en tamaño como en forma, y sus axones, perfectamente visibles y perseguibles en los preparados del nitrato de plata, nacen de ordinario del lado inferior de las mismas, para constituir, debajo del foco, varios hacecillos paralelos que, marchando hacia adelante y hacia arriba, ingresan resueltamente en el pedúnculo cerebeloso superior.

Esta incorporación es evidentísima, como mostramos en la figura 1, B, donde se reconoce que todas las referidas fibras son homolaterales, ingresando en la porción interna del pedúnculo cerebeloso superior.

Fibras aferentes. — Por la concavidad dorsal del ganglio penetran en éste infinidad de fibras pálidas que se ramifican entre las células y engendran un plexo complicado. Aunque la persecución del tallo de origen no ha podido hacerse completamente, nos ha parecido que la mayoría de tales conductores emana de las circunvoluciones cerebelosas del *vermis superior*, representando verosímilmente axones de las células de Purkinje.

Foco de células pequeñas ó ganglio intercalar.—Entre el foco intermediario y el ganglio del techo aparece, tanto en las aves jóvenes como en los embriones adelantados, un acúmulo celular de tardía evolución (figura 1, *f*). Sus células, más pequeñas que las habitantes en los ganglios limítrofes, poseen un armazón neurofibrillar apenas perceptible. En cuanto á sus axones, finos y pálidos, marchan hacia afuera y arriba, y acaso se incorporan al pedúnculo cerebeloso superior; pero este hecho no se nos ha mostrado tan claro que podamos admitirlo sin reservas.

Foco lateral inferior (fig. 1, C). — Yace en la substancia blanca del rudimentario lóbulo lateral, por delante y muy cerca de los núcleos gemelos de células gigantes, y afecta figura ovoidea, cuyo eje mayor es transversal. En ciertos cortes se ve partir de su porción inferior una prolongación basal que se aproxima á las fronteras ventriculares.

Las células que lo pueblan ofrecen mediana talla, comparable á la de los corpúrsculos del foco intermediario, afectan forma multipolar y poseen un axon que, dirigiéndose directamente hacia adentro, ingresa en el pedúnculo cerebeloso superior, del que compone los haces más externos. Esta incorporación es también evidentísima gracias á la negrura y

robustez de los axones aludidos y á la delgadez y palidez excepcionales de los conductores que rodean el ganglio.

Las *fibras aferentes* penetran por el lado externo y superior, procediendo evidentemente de las células de Purkinje del lóbulo lateral. La proximidad de este lóbulo permite sorprender con certeza la llegada de los axones de Purkinje al contorno del ganglio, donde suministran ramificaciones terminales Este arribo es particularmente evidente en los embriones de pollo del noveno al duodécimo día, en los cuales las fibras de Purkinje son casi las únicos conductores de la substancia blanca cerebelosa que atraen la plata coloidal. Como se ve en la figura 5, A de los corpúsculos de Purkinje, notablemente embrionarios y dispuestos en islotes apretados y plexiformes, emanan fibras que marchan flexuosas hacia adentro y que se pierden en el foco lateral, donde engendran un plexo complicadísimo (fig. 5, C).

Foco lateral superior.—Los cortes frontales más distantes que contienen los ganglios que acabamos de describir, no ofrecen el *núcleo lateral superior*. Para hacerlo patente es preciso examinar cortes más frontales, es decir, aquellos en que el *núcleo lateral inferior* ha desaparecido y el intermediario ha mermado mucho ó falta también (fig. 3, D). Tales secciones se caracterizan asimismo por el cambio de posición y dirección del pedúnculo cerebeloso superior, que aparece cortado transversalmente y con sección triangular en el ángulo lateral del ventrículo (fig. 3, H).

No es, pues, el foco que nos ocupa continuación del precedente, ya que ambos yacen separados por un macizo de substancia blanca. Además, según se aprecia comparando los cortes frontales del cerebelo, el *núcleo lateral superior* reside en plano más lateral que el inferior, por debajo de un recio manojo de conductores pertenecientes al cuerpo restiforme.

El *núcleo lateral superior* es semilunar, alargado en sentido dorso-frontal (fig. 4, F), y está compuesto de neuronas algo más pequeñas y un poco más tardías en evolución neurofibrillar que las constitutivas de los ganglios precedentes. En su porción más proximal se divide en dos masas grises, una de las cuales se prolonga más que la otra.

Los axones nacidos en el foco lateral superior son espesos, algo apartados entre sí é interpolados de fibras nerviosas continuadas con el cuerpo restiforme. En series de cortes frontales pueden perseguirse muy bien, notándose que se reunen en manojos dirigidos de abajo á arriba y de atrás á adelante, constituyendo un sistema de fibras homolaterales separado del pedúnculo cerebeloso superior. En aquellas secciones más proximales, en donde los ganglios cerebelosos antes descritos han desaparecido (fig. 6, L), échase de ver que esta vía especial yace en pleno dominio de los ganglios vestibulares, por dentro de la prolongación del cuerpo resti-

forme, y á cierta distancia del pedúnculo cerebeloso superior, el cual se presenta seccionado y de forma triangular por fuera y algo por delante del ángulo ventricular, y no lejos del foco acústico de pequeñas células.

En fin, en planos frontales todavía más elevados, reconócese fácilmente que la citada vía brotada del *foco lateral superior*, acaba por incorporarse al pedúnculo cerebeloso superior de su lado, del cual forma los haces más externos y posteriores.

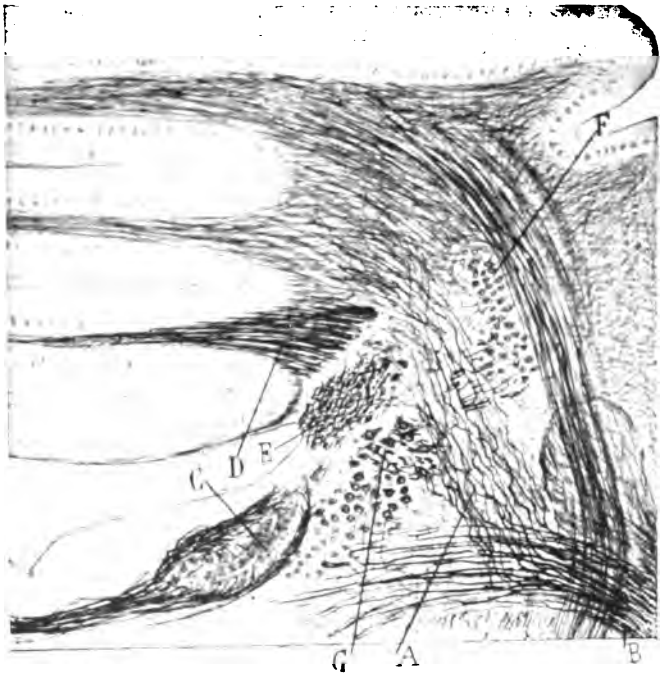


Fig. 4. — Corte frontal del cerebelo de un pájaro de pocos días. — A, Ramas ascendentes del vestibular destinadas al cerebelo; F, Núcleo lateral superior del cerebelo; B, Nervio vestibular; C, Foco laminar del coclear; D, Fascículo tectobulbar cruzado cortado de través; E, Pedúnculo cerebeloso superior (este corte es más proximal que el reproducido en la figura precedente).

Fibras aferentes.—Penetran por el lado externo del foco y provienen, indudablemente, del hemisferio lateral correspondiente. Este origen resulta evidente en los preparados de embriones de pollo del noveno al duodécimo día de la incubación.

Pedúnculo cerebeloso superior.—Coincide de tal modo esta vía de las aves en itinerario, forma y conexiones con la de los mamíferos (ratas, conejo, cobaya, etc.), que apenas hay nada que añadir á la descripción dada por los autores y á los datos expuestos en diversas ocasiones por nosotros.

Procede en las aves este importante sistema de los tres focos laterales cerebelosos, á saber: del *ganglio intermediario*, del *lateral superior* y del *lateral inferior* (á lo que acaso haya que añadir el *núcleo de pequeñas células* ó intercalado); y reunidos todos estos contingentes en el ángulo ventricular, engendran un robusto haz (fig. 4, E), primero aplastado en sentido transversal y como falciforme, después más recogido y de sección triangular. Ya hemos dicho que el contingente del foco lateral superior es el último que llega, juntándose á la corriente principal en lo alto de los focos acústicos, al nivel y en el espesor de un acúmulo gris perteneciente á la esfera terminal del vestibular.

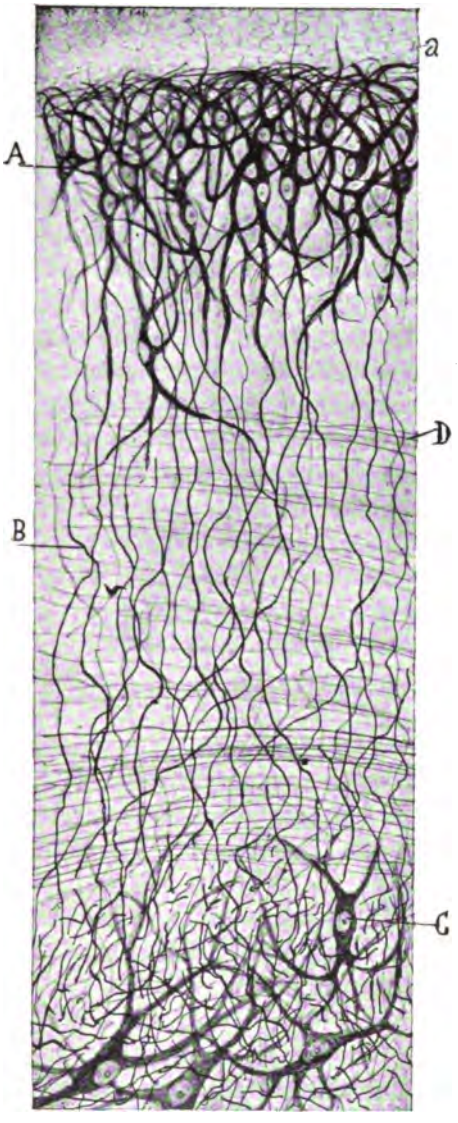


Fig. 5. — Corte del cerebelo de un embrión de pollo de once días. — A, Células de Purkinje muy embrionarias; B, Axones de estas células; C, Células del foco lateral inferior.

Desaparecidos los focos acústicos y en plena región protuberancial, el pedúnculo cerebeloso superior marcha hacia adelante y hacia adentro; y á la altura del núcleo del nervio patético, sufre un cruzamiento total, cuya forma, posición, dirección y conexiones, recuerda perfectamente el cruce del pedúnculo cerebeloso superior de los mamíferos. Cerca del rafe las fibras se disponen en láminas ó manojos finos, paralelos, que se cruzan en ángulos muy agudos, para pasar en el opuesto lado al territorio del núcleo rojo.

Todo el itinerario de las fibras pedunculares, desde su aproximación á

la substancia reticular de la protuberancia hasta que, cruzado el rafe, forman una vía dorso-ventral, ha sido escrupulosamento explorado á fin de sorprender los dos órdenes de fibras colaterales descendentes señaladas por nosotros en el pedúnculo cerebeloso superior de los mamíferos (1). El resultado de este examen ha sido, en gran parte, negativo. La inmensa mayoría de las fibras pedunculares, una vez decusadas, genera una vía dorso-ventral, que penetra en el núcleo rojo, donde se ramifica prolijamente. Sólo en unas pocas fibras hemos sorprendido después de la decusación y en el momento en que aquéllas cambian de dirección, una colateral ó rama de bifurcación descendente, que se incorpora á la substancia reticular interna del bulbo, al modo de las fibras del manojo descendente cruzado de los mamíferos. En cambio, del manojo descendente homolateral, tan evidente en los roedores (conejo, ratón, cobaya), no hemos logrado descubrir ningún conductor.

Focos gemelos de células gigantes. — Estos núcleos, vistos por Stiedor y Brandis (*foco del processus cerebelli*), que no lograron fijar su significación, son notables por la talla gigante de sus neuronas multipolares, que exhiben un armazón neurofibrilar intensamente coloreable. Hállanse situados en pleno tronco peduncular, muy cerca de los focos acústicos (de pequeñas y grandes células), constituyendo dos pequeñas pléyades, interna y externa, separadas por manojos de fibras finas y pálidas. En las secciones más frontales de estos focos la posición de sus células se hace algo más inferior convergiendo estas para constituir un ganglio único (figs. 1, E y D, y 3, C).

Nada más fácil que seguir, gracias á su desusado espesor, el curso de los robustos axones emanados de ambas congregaciones celulares. Estos recios conductores, reunidos en pequeños paquetes, marchan primeramente, dentro del territorio de los focos, hacia arriba y adentro; y cuando las células de origen han desaparecido, preséntanse en el dominio terminal del nervio vestibular, por fuera de los núcleos acústicos, bajo la forma de un haz aplanado, separatorio de dos núcleos vestibulares, el *cuadrilátero* y el de pequeñas células. En fin, los cortes sucesivos más superiores (fig. 6, I) nos revelan la citada vía en posición más interna aún y entremezclada con haces nacidos del *núcleo de Deiters*, con los cuales marcha para perderse en definitiva en la substancia reticular del bulbo y acaso en el fascículo longitudinal posterior.

Este itinerario de los axones, así como la talla y posición de las neuronas del foco que nos ocupa, nos inclinan á estimar este acúmulo gris como una representación del foco de Bechterew de los mamíferos.

(1) *S. R. Cajal*: La doble vía descendente nacida del pedúnculo cerebeloso superior. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo II, 1903.

Fibras aferentes.—No hemos podido descubrir las arborizaciones pericelulares de este foco por no teñirse bien mediante el método del nitrato de plata reducido; pero hemos visto penetrar en él fibras y manojos desprendidos de la vía vestíbulo cerebelosa formada por las ramas ascendentes de bifurcación del nervio vestibular (fig. 4, A). Así que estimamos probable que el núcleo que nos ocupa represente una estación terminal del nervio vestibular al modo de lo que ocurre con el foco de Bechterew de los mamíferos (fig. 4, G).

Fibras aferentes del cerebelo. — El método del nitrato de plata reducido, á la manera del de Golgi, impregna bien los pedúnculos cerebelosos medios é inferiores, sistemas que en las aves se confunden cerca del cerebelo para engendrar un vasto y complicado sistema aferente. Por desgracia, en nuestros preparados, el origen y el itinerario intracerebeloso de todos estos conductores no es fácil de fijar, á causa de la coloración simultánea de las fibras y de la mezcla y confusión de todas ellas en cuanto abordan la substancia blanca cerebelosa.

Esto no obstante, y aunque nuestras investigaciones disten mucho de ser completas y decisivas, he aquí algunos datos parciales, no desprovistos de interés.

Sabido es que las principales vías aferentes del cerebelo son: el *pedúnculo cerebeloso medio*, cuyas células de origen viven en la protuberancia; la *vía cerebelosa ascendente de Flechsig* emanada de la columna de Clarke, de la médula espinal; la *vía olivo-cerebelosa*, cuya estación de partida está representada, según probaron nuestras investigaciones, por las neuronas de la oliva inferior ó bulbar, y, en fin, la *vía vestibular ascendente*, constituída por las ramas superiores de las fibras radiculares del vestibular. Nada diremos de tan importantes corrientes, harto conocidas en su origen y trayecto y sobre las cuales ningún dato interesante aportan nuestras recientes investigaciones.

Por ahora, nos concretaremos á exponer algo sobre un sistema de fibras aferentes, gruesas y ramificadas, emanadas de un ganglio especial situado en la región terminal del nervio vestibular. Esta masa ganglionica, que se halla empotrada en medio de otros focos vestibulares, será designada por nosotros, por alusión al itinerario de sus axones, *foco vestíbulo-cerebeloso*. El conjunto de sus conductores penetrantes, en el cerebelo, recibirá el nombre de *vía del foco vestíbulo-cerebeloso*.

Núcleo vestíbulo-cerebeloso. — Señalado en otro trabajo publicado en esta misma REVISTA, nos limitaremos aquí á recordar sus más importantes caracteres. Este ganglio hállase emplazado en el territorio terminal de las ramas ascendentes del nervio vestibular, por fuera de los focos acústicos y por dentro y á cierta distancia del cuerpo restiforme. Sus

fronteras, un poco indecisas, son: por dentro, el núcleo *vestibular de pequeñas células ó foco piriforme*, y hacia afuera, el *núcleo cuadrangular*. Como mostramos en la figura 6, G, la forma del núcleo que nos ocupa es prolongada en sentido dorso-ventral, tocando por delante el tronco de

Fig. 6. — Corte de la región de terminación del nervio vestibular en los pájaros de ocho días (gorrión). — A, Ganglio de Scarpa; B, Foco tangencial; C, Cuerpo restiforme; D, Pedúnculo cerebeloso superior; F. Foco cuadrilongo; G, Foco vestíbulo-cerebeloso; H, Núcleo piriforme; I, Vía de los núcleos gemelos de células gigantes; L, Vía del foco lateral superior cerebeloso; J, Foco accesorio del núcleo de Deiters.

las radiculares del vestibular y acercándose mucho por detrás al pedúnculo cerebeloso superior. Componen este núcleo neuronas bastante voluminosas, esferoidales, provistas de varias dendritas no excesivamente largas, sumergidas en un plexo complicado de ramificaciones emanadas del nervio vestibular.

Los axones, notablemente espesos, marchan primeramente hacia afuera

al través del foco cuadrangular (véase nuestro estudio sobre los núcleos del nervio vestibular en esta misma REVISTA), y llegados que son al lado interno del cuerpo restiforme, dóblanse para dirigirse hacia el cerebelo, formando en el lado interno de aquél un plexo laxo que acaba por perderse y dispersarse en la substancia blanca cerebelosa. Gracias á su desusado espesor y al gran número de sus dicotomías, es posible perseguir estas fibras al través de la substancia blanca del cerebelo, donde destacan también por su color negro del fondo general formado por conductores teñidos en tono pardo, claro ó rojo.

Ya al llegar cerca del cuerpo restiforme y al cambiar de dirección, suelen estas fibras emitir una colateral ó rama descendente acaso terminada dentro del foco cuadrangular. Luego, en su curso al través del complexus fibrilar interior del cerebelo, emiten, en ángulo agudo, infinidad de ramas que abordan las láminas cerebelosas inmediatas, donde se arborizan y pierden. Y estas ramas van destinadas tanto al vermis como á los rudimentarios lóbulos laterales. En los ganglios centrales del cerebelo no las hemos visto penetrar. Ignoramos cuál es su verdadero modo de terminación en la corteza cerebelosa, pues en los animales en que hemos practicado nuestras exploraciones, las arborizaciones finales de las fibras musgosas y trepadoras no se habían modelado todavía.

Puesto que, según hemos expuesto en otro trabajo, el foco vestíbulo-cerebeloso recibe un poderoso contingente de fibras vestibulares, resulta probable el carácter vestibular de la vía á que da origen. Por donde se infiere que el cerebelo dispone de dos vías vestibulares aferentes: una *directa*, constituída por fibras de primer orden, es decir, por las ramas ascendentes del nervio vestibular, y otra *indirecta*, formada por la corriente eferente del citado ganglio *vestíbulo-cerebeloso*.

El *ganglio infracerebeloso* que nos ocupa es quizá homólogo de un foco que, merced á las revelaciones del método de Golgi, descubrimos hace tiempo en los teleósteos, designándolo *foco subcerebeloso* (1).

Este núcleo de los peces, que acaso corresponde al *núcleo lateral del cerebelo* de Edinger, yace lateralmente en la unión del cerebelo con el bulbo, y se caracteriza *por enviar todos sus axones ascendentes á la substancia blanca del cerebelo*, dentro de la cual resulta imposible perseguirlos. Claro es que estimamos dicha homología por probable, pero no por segura, dado que es lícito también congeturar que el susodicho *foco subcerebeloso* de los peces representa el *ganglio del techo* de las aves y ma-

(1) *S. R. Cajal:* Notas preventivas sobre la estructura del encéfalo de los teleósteos. I. Cerebelo. *Anal. de la Sociad. españ. de Histor. nat.*, tomo XXIII, 1894.
— Véase también: Histología del sistema nervioso de los vertebrados, tomo II, pág. 876, 1904.

míferos, ya que las fibras penetrantes en el cerebelo podrían cruzar el rafe y emerger con el pedúnculo del opuesto lado, al modo de la vía tectobulbar cruzada, principal corriente brotada del núcleo tectal.

CONCLUSIONES

1.ª En las aves, el ganglio del techo emite dos corrientes nerviosas cerebelo-bulbares: una directa y otra cruzada más importante y homóloga del fascículo *en crochet* de Russel, ó manojo *cerebelo-bulbar* de Van Gehuchten.

2.ª El pedúnculo cerebeloso superior procede de todos los demás ganglios intracerebelosos, á saber: del *foco intermediario*, homólogo quizás del *émbolo* de los mamíferos, y de los *núcleos lateral superior* é *inferior*, homólogos de la oliva cerebelosa.

3.ª El pedúnculo cerebeloso superior compórtase en las aves casi lo mismo que en los mamíferos, salvo carecer de vía bulbar descendente homolateral y poseer un manojo bulbar descendente poco desarrollado.

4.ª Además de las vías aferentes conocidas, recibe el cerebelo un sistema de axones gruesos ramificados, cuya estación de origen reside en un foco especial anejo á la distribución del vestibular, y que designamos *ganglio vestíbulo-cerebeloso*.

5.ª El foco llamado *núcleo* del *pedúnculo cerebeloso* (Brandis), no pertenece propiamente al cerebelo, sino á la esfera del vestibular, pudiendo homologizarse con el núcleo de Bechterew.

6.ª En fin, todos los ganglios intracerebelosos parecen enlazados con arborizaciones terminales de los axones de Purkinje, representando, por tanto, estaciones intercalares de vías motrices, que conducen la acción coordinada del cerebelo á los focos motores del bulbo, cerebromedio y médula espinal.

LES GANGLIONS TERMINAUX DU NERF ACOUSTIQUE DES OISEAUX

PAR

S. R. CAJAL

I. — Nerf cochléaire

La terminaison du nerf cochléaire des oiseaux a été étudiée par différents auteurs, tels que Brandis (1), Edinger (2), nous même (3) et Wallenberg (4). D'accord pour l'essentiel, nos divergences d'opinion tiennent surtout à la différence des méthodes employées. Brandis et Edinger se sont servis de préférence du procédé de Weigert-Pal; nous avons appliqué aux embryons d'oiseaux la méthode de Golgi; enfin Wallenberg a eu recours avec succès à la technique de Marchi. Ce dernier savant a excisé chez le pigeon, soit les racines du nerf acoustique, soit les ganglions bulbaires terminaux et il a pu suivre dans des séries de coupes le trajet des voies dégénérées qui en résultent.

Tout recemment Vinkler (5) a aussi appliqué la méthode de Marchi chez le pigeon, auquel il a enlevé le labyrinthe; mais les résultats obtenus par ce savant, et dont nons parlerons oportunement, ne s'accordent pas avec ceux de Wallenberg.

En géuéral, et surtout d'après les recherches de Brandis, on admet que le nerf cochléaire est en rapport avec les trois noyaux suivants : 1. le ganglion principal ou à *grosses cellules*, situé sous le plancher ventriculaire, en dedans et en arrière des autres amas gris acoustiques; 2. le *noyau angulaire* (Brandis) qui est situé dans l'angle postérieur et externe

(1) *Brandis :* Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. Ursprung der Nerven der Medulla oblongata. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. XLIII, 1894.

(2) *Edinger :* Voyez ses différents mémoires et surtout : Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, etc. 6. Aufl.. Bd. II. Leipzig, 1906.

(3) *Cajal :* Anales de Sociedad española de Historia natural. II. Serie, Tom. III, 1894.

(4) *Wallenberg :* Uber zentrale Endstätten des Nervus octavus der Tauben. Anat. Anz. Nr. 4 et 5, 1900.

(5) *C. Winkler :* The central course of the Nervus octavus and its influence on motility, *Verhand. d. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. Tue. Sectie. Dele.* XIV, n° 1. 1907.

du bulbe, tout près de la région par laquelle pénètrent les fibres radiculaires du cochléaire; et 3. le *noyau lamellaire* (Edinger) ou des petites cellules, qui est un conglomérat de corpuscules fusiformes de moyenne taille, situé transversalement dans le plan dorsal du bulbe, en avant et un peu en dehors du ganglion à grosses cellules. D'ailleurs, ces ganglions ont été signalés il y a longtemps par Stieda (1); ils ont été aussi l'objet d'une bonne description topographique par Turner (2) qui n'arriva pas toujours à bien séparer les origines du nerf acoustique de celles de la VIIème paire.

La nature auditive du noyau angulaire et du noyau à grosses cellules est incontestable. En effet, rien n'est plus facile que de voir arriver les fibres cochléaires à ces foyers de substance grise. Nous avons eu la bonne chance de surprendre à l'aide du chromate d'argent la bifurcation terminale des fibres radiculaires du cochléaire en dedans du ganglion angulaire et sur la frontière externe de celui à grosses cellules. Nous avons aussi décrit, avec quantité de détails, la disposition très intéressante des arborisations collatérales et terminales des deux branches cochléaires et leurs connexions avec les neurones des stations secondaires mentionnées (3).

Les points encore douteux concernent la signification du *noyau lamellaire* ou à petites cellules et la marche et la situation des voies centrales issues des deux noyaux acoustiques vrais. Après une description sommaire des foyers cochléaires, nous allons exposer quelques données sur ces questions sujettes à discussion.

Nous avons attiré l'attention des savants sur la grande facilité que la méthode au nitrate d'argent réduit, associée à la méthode embryonnaire, nous offre pour la déterminatian de l'origine et du trajet des voies primaires de l'axe encéphalo-rachidien et surtout des voies qui naissent dans les ganglions acoustiques. On obtient facilement (pourvu que l'on choisisse une phase appropriée du développement) des préparations dans lesquelles se sont seulement colorées très énergiquement les fibres radiculaires des nerfs sensitifs et des nerfs moteurs, ainsi qu'un petit nombre des voies sensorielles secondaires les plus fortes et les plus précoces. Les coupes ont la clarté d'un schéma et les chances d'erreur sont réduites

(1) *L. Stieda :* Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere. Leipzig, 1868.

(2) *Turner :* Morphology of the Avian Brain. *The journ. of comp. Neurol.*, 1891.

(3) *Cajal :* Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo, etc. Anales de la Sociedad española de Historia natural. II. Serie, Tom. III, 1894.

Voyez aussi : Textura del sistema nervioso del hombre y vertebrados. Tom. II, pags. 166 et suivantes, 1904.

presque à rien. Il est évident que les coupes provenant d'animaux adultes et même d'oiseaux de quelques jours, présentent déjà une complication fort considérable. C'est seulement après l'étude des préparations provenant d'embryons que l'interprétation des ganglions adultes devient abordable.

Pour contrôler les résultats obtenus par la méthode au nitrate d'argent réduit nous avons eu recours aux procédés de Weigert-Pal et de Golgi. Cette dernière méthode complète d'une façon très heureuse les révélations de l'argent colloïdal (1).

Terminaison du nerf cochléaire. — Après avoir pris naissance dans le ganglion du limaçon, les fibres de ce nerf forment chez l'oiseau un cordon épais et très compact qui pénètre dans le bulbe, derrière le nerf vestibulaire, pour aboutir à la fin au ganglion angulaire. Comme nous l'avons observé il y a longtemps à l'aide de la méthode de Golgi, les fibres cochléaires, arrivées à ce noyau, se divisent en deux branches : ascendante ou antérieure et descendante ou interne. Dans la fig. 2, pl. 1e on peut voir que cette bifurcation est aussi décelée par les procédés neurofibrillaires et on aperçoit encore que la branche ascendante est plus mince que la branche descendante. A cause de sa direction presque transversale vers le ganglion à grosses cellules, cette dernière branche mérite plutôt le nom de branche interne. C'est ainsi que nous l'appellerons désormais.

Nos recherches récentes on révélé un fait d'une certaine importance, à savoir : que la branche supérieure ou antérieure se ramifie et se termine exclusivement dans le ganglion angulaire, tandis que la grosse branche interne continue sont trajet en dedans et, après avoir quitté le ganglion angulaire, se termine exclusivement dans le noyau à grosses cellules. On trouve chez les mammifères une disposition à peu près analogue, avec la seule différence que chez l'oiseau, à la suite du changement de position des ganglions cochléaires, les branches du nerf ont modifié leur direction : ainsi, la branche destinée au noyau à grosses cellules (qui équivaut, comme on le verra, à la portion supérieure du ganglion ventral des mammifères) est devenue interne au lieu d'être ascendante, tandis que la branche destinée au ganglion angulaire (foyer probablement homologue au tubercule acoustique des mammifères) devient ascendante ou antérieure au lieu d'être descendante et un peu dorso-ventrale.

Enfin, remarquons que la branche ascendante ou antérieure fournit au ganglion angulaire un grand nombre de collatérales qui, en se divisant à plusieurs reprises, forment un plexus fin et très compliqué en contact

(1) Une partie de ces recherches a été déjà publiée à l'occasion de la «*Forel-Festschrift*» dans le *Journal f. Psychol. u. Neurologie*, Bd. XIII, 1908.

avec les cellules de ce noyau (fig. 2, pl. 1e). L'étude détaillée de ce plexus exige l'emploi de la méthode Golgi. La branche interne au contraire, ainsi que nous l'avons reconnu il y a longtemps ne forme pas de plexus terminaux fins et compliqués ; elle se termine par des bulbes ou excroissances libres aplaties, et intimément appliquées à la surface sphéroïdale des neurones du noyau à grosses cellules. Ces excroissances, très visibles dans les coupes imprégnées par le chromate d'argent, s'observent aussi, quoique pas constamment, dans les préparations faites par les méthodes neurofibrillaires.

Ce sont les imprégnations les plus intenses, appartenant à des animaux âgés de 15 à 20 jours, qui montrent le mieux les dispositions terminales de la branche cochléaire interne. Chez les embryons, l'appareil terminal est encore très rudimentaire, c'est pourquoi les préparations faites par la méthode de Golgi (cette méthode ne réussit que chez les embryons) ne parviennent pas à montrer la forme définitive de l'arborisation du nerf cochléaire. Dans la fig. 4, pl. 1e nous reproduisons quelques éléments du ganglion à grosses cellules d'un moineau âgé de 15 jours. La coupe, qui est parallèle à la longueur maxima du ganglion, montre bien que l'appareil terminal siège d'ordinaire sur le pôle opposé à celui qui donne naissance au prolongement cylindraxile; il reproduit l'aspect des calices de Held du noyau du corps trapézoïde des mammifères. Arrivée à la cellule, la branche acoustique, souvent indivise et ayant par conséquent les caractères d'une branche terminale, s'élargit en base de cône, et s'étend sous la forme d'un disque concave, duquel partent des branchilles pâles qui entourent une partie souvent considérable du contour cellulaire. Très fréquemment la pâleur notable de ces ramuscules divergents, empêche de faire une bonne analyse de la forme et de l'étendue du calice terminal (fig. 4, pl. 1e, *c*).

Ces calices terminaux se trouvent surtout dans les cellules appartenant à la région la plus interne du ganglion. Au fur et à mesure que nous approchons de la région externe, les disques terminaux s'amincissent et l'arborisation, de plus en plus compliquée, prend l'aspect d'une ramification nerveuse ordinaire. Enfin, au niveau de la région céphalique ou externe du ganglion, dont les cellules sont étoilées et riches en dendrites, on trouve, au lieu de disques, un plexus fibrillaire intercellulaire très intrinqué (fig. 2, pl. 1e).

Ganglion à grosses cellules.—Signalé par Stieda et Turner, ce ganglion offre, ainsi que Brandis l'a parfaitement reconnu, deux portions à aspect très différent : le territoire externe qui renferme des cellules petites, étoilées, et le territoire principal ou interne, dont les gros corpuscules affectent une forme globuleuse et sont séparés par une quantité minime

de plexus nerveux interstitiel. Brandis a comparé très heuresement ce ganglion au noyau ventral acoustique des mammifères.

Par contre, Winkler, suppose, que ce noyau correspond au foyer de Deiters et qu'il manque de connexión avec les fibres radiculaires cochléaires.

Nous croyons bien mieux fondée l'homologie admise par Brandis entre le noyau à grosses cellules et le ganglion ventral du nerf cochléaire des mammifères. Nous l'avions déjà confirmée en 1894 à l'aide de la méthode Golgi. En effet, nos recherches démontrèrent, qu'aussi bien que les gros neurones du noyau ventral acoustique des mammifères, ces éléments offrent, chez les oiseaux, un soma globuleux riche en protoplasma et quelques fines dendrites courtes et ramifiées dans l'intérieur même du ganglion. Chez les embryons du poulet (14 à 17 jours) la plupart de ces prolongements sont très courts et se terminent par un grumeau ou par un renflement qui parfois se décompose en appendices digitiformes.

En outre, comme nous venons de le dire ci-dessus, l'existence dans ces ganglions à grosses cellules (embryons de poulet) de bulbes nerveux terminaux, pareils aux bulbes trouvés par Held dans le noyau ventral des mammifères, vient encore à l'appui de cette homologie.

Nous reproduisons dans la fig. 2, *G*, (lam. 1e) une coupe d'ensemble du ganglion à grosses cellules. Cette coupe qui n'est pas rigoureusement frontale, mais aussi un peu oblique, de haut en bas et de dehors en dedans, présente les deux territoires différenciés du noyau à grosses cellules avec des transitións entre la région caudale, composée d'éléments volumineux et sphéroïdaux et la région externe ou céphalique dont les cellules affectent une forme étoilée (fig. 2, *a*). Avec quelques restrictions on peut affirmer que du pôle externe au pôle interne du ganglion la dimensión du soma s'accroit, en même temps que le nombre et la longueur des dendrites diminue progressivement.

Dans la fig. 4, pl. 1e, nous reproduisons, à un plus fort grossissement, quelques cellules bien impregnées de la région interne. Remarquons que le noyau siège souvent excentriquement et que le réseau de neurofibrilles est très serré et compliqué. Les dendrites, en nombre de une á trois, sont relativement minces et pas longues et très ramifiées.

L'axone, pâle à son origine, devient de plus en plus obscur et de plus en plus compact; il prend des directions diverses, mais il marche de préférence en dedans pour aller jusqu'aux limites du ganglion et s'engager, finalement dans la grande voie acoustique transversale et dorsale. Pendant son trajet il ne donne pas de branches collatérales.

Les cellules de la portion céphalique ou externe du ganglion ont une forme étoilée et sont submergées dans un treillis de filaments fort com-

pliqué. Leurs prolongements protoplasmiques, très longs et ramifiés, contribuent à compliquer ce plexus intermédiaire. Dans la fig. 5, pl. 1e nous montrons quelques-uns de ces éléments reproduits à un fort grossissement. Il n'est pas toujours possible de surprendre l'origine de l'axone qui est plus fin que celui des cellules globuleuses. Cette délicatesse, jointe aux détours de son trajet, nous ont empêché de poursuivre toujours son itinéraire extraganglionnaire et ses connexions. Néanmoins, pour les axones provenant des neurones voisins de la portion interne ou principale du ganglion, nous avons reconnu qu'ils se comportent de même que les cylindres-axes issus de ce dernier territoire ganglionnaire, c'est-à-dire, qu'ils se rendent à la grande voie acoustique dorsale.

Noyau angulaire.—Ce noyau, bien décrit par Brandis, correspond très probablement au tubercule acoustique des mammifères. C'est là aussi l'opinion de Winkler. Ses cellules sont multipolaires, étoilées et pourvues de plusieurs dendrites qui se ramifient à plusieurs reprises à l'intérieur du ganglion; elles possèdent un réticulum neurofibrillaire très fin, pâle et tardivement différencié (fig. 2, *D*, pl. 1e). Ainsi que l'on voit dans la fig. 2, *C* la portion externe ou superficielle de ce noyau, constitue un amas gris spécial déjà reconnu par Brandis. Dans nos préparations, il paraît constitué par des neurones à réticulum pâle et tardivement développé et tout à fait pareil à ceux de la portion principale ou inférieure. Cependant, dans le voisinage de la surface, on reconnaît une agglomération de cellules volumineuses (fig. 2, *b*). D'ailleurs, dans le dit territoire (que nous désignerons *noyau marginal*) se bifurquent aussi des fibres radiculaires prevenant du nerf cochléaire. C'est la branche antérieure de cette division qui s'arborise et se met en rapport avec les neurones du noyau marginal.

Une problème intéressant c'est de savoir où vont les cylindres-axes provenant des neurones du noyau angulaire. Voici une question que nous ne sommes par parvenus à éclaircir d'une façon suffisante malgré l'attention scrupuleuse que nous avons mis dans la poursuite des fibres nerveuses provenant de ce ganglion. Tous ce qui nous sommes en mesure d'affirmer c'est que, du côté interne du noyau angulaire, partent des axones assez robustes qui traversent d'abord tantôt isolés, tantôt réunis en faisceaux, le ganglion lamellaire voisin et qui semblent en définitive s'incorporer aux courants cochléaires de 2e ordre destinés au ganglion lamellaire des deux côtés. Dans la pl. fig. 2, *E*, nous avons réproduit quelques unes de ces fibres éfferentes.

Il resulte probable, donc, que ces conducteurs issus du noyau angulaire prennent part, avec ceux provenant du ganglion à grosses cellules, dans la constitution de la grande voie acoustique dorsale et qu'ils aboutissent,

par consequence, aux deux noyaux lamellaires; mais il faut avouer que la preuve objective de cette disposition nous manque encore à cause de la difficulté de demêler, dans le complexus des fibres entourant le noyau à grosses cellules, celles provenant du ganglion angulaire des conducteurs acoustiques directes.

Ganglion lamellaire ou à petites cellules. — Déjà Brandis avait reconnu, et la dimension exigue et la disposition en fuseau ou la forme allongée des neurones de ce foyer. Grâce à la méthode de Golgi nous sommes arrivés à démontrer que ces éléments, qui sont arrangés en palissade et dirigés en sens dorso-ventral, possèdent deux huppes dendritiques (antérieure et postérieure) ramifiées à plusieurs reprises dans les frontières du ganglion. En outre, nous avons reconnu que dans l'intérieur du ganglion lamellaire se terminent deux courants très importants de fibres nerveuses, l'un dorsal, qui vient du dehors, l'autre ventral, issu du raphé avec la grande voie acoustique dorsale. Du reste, il nous a semblé que la dimension et la morphologie des cellules du noyau lamellaire varient un peu suivant les régions que l'on étudie. Ainsi, les neurones siégeant dans le prolongement dorsal de ce noyau, vis-à-vis du ganglion angulaire (fig. 2, *F*), paraissent être plus volumineuses et posséder un réticulum neurofibrillaire bien plus précoce que les neurones appartenant au prolongement ventral Ajoutons encore que dans ce territoire dorsal le plexus formé par les collatérales emanées de la voie acoustique postérieure est moins riche et moins compliqué.

Quant à l'axone, il est très difficile à voir parce que, á son origine, il apparait très pâle, suit un cours compliqué et souvent presque vertical, par rapport au plan des coupes frontales. Cependant, dans certains cas favorables, nous avons réussi à le poursuivre jusqu'à la frontière ventrale du ganglion; arrivé là, il gagne la substance réticulaire grise du bulbe pour se rendre enfin au corps trapézoïde. Faisons remarquer que la naissance, dans le territoire du noyau lamellaire, d'une voie à fibres fines croisant à angle droit le cordon acoustique dorsal est un fait qui apparait aussi dans les préparations faites par le procédé de Weigert-Pal.

Dans les figs. 2, *F* et 3, pl. 1e nous montrons l'aspect du noyau lamellaire, dans les préparations imprégnées par les méthodes neurofibrillaires. Remarquons la forme en fuseau du soma et la richesse en branches terminales des pôles cellulaires. Il y a aussi à noter la pâleur du protoplasma, dont les neurofibrilles fort délicates attirent faiblement l'argent colloïdal et la richesse inouïe du plexus nerveux intercalaire (fig. 6, pl. 1e.

Signification du noyau lamellaire et de la grande voie acoustique dorsale. — C'est là le principal point de controverse des auteurs. La constance absolue de ce ganglion dans la région auditive des reptiles et des oiseaux

(Edinger), son grand développement et ses rapports indiscutables avec le ganglion à grosses cellules, parlent en faveur de sa signification acoustique. Mais quelles sont ses véritables connexions avec le nerf cochléaire?

Pour Brandis, ce noyau correspond probablement à l'olive supérieure des mammifères à laquelle il ressemble par sa forme générale (il affecte la figure d'un S) et par la morphologie de ses neurones. C'est surtout à l'olive supérieure accessoire des mammifères qu'il ressemble le plus. Mais Wallenberg, en se basant sur des experiences de dégénération secondaire, n'accepte pas cette homelogie. Pour lui, le ganglion à petites cellules n'aurait aucune relation avec le système acoustique, puisque, d'une part, il existe déjà dans la portion antérieure du bulbe une véritable olive supérieure reliée au moyen d'une voie—homologue au corps trapézoïde des mammifères—au ganglion à grosses cellules, et que, d'autre part, lorsqu'on coupe le nerf cochléaire, le noyau lamellaire manque complètement de fibres dégénérées.

D'après Winkler, le noyau lamellaire ou de petites cellules (*parvo-cellulaire* de ce savant) est en rapport direct avec les fibres radiculaires de la 8e paire. D'ailleurs, ce noyau corresponderait au foyer dorsal du système acoustique des mammifères.

Après quelques hésitations, nous nous rattachons actuellement à l'opinion de Wallenberg. En effet (et nos recherches nous en persuadent), le ganglion lamellaire ne reçoit pas de fibres cochléaires directes; les arborisations extraordinairement nombreuses que nous avons décrites il y a longtemps comme étant de provenance cochléaire ne représentent pas des branches du nerf acoustique mais, au contraire, la terminaison d'un contingent énorme de fibres acoustiques de second ordre qui viennent des noyaux à grosses cellules.

Cette voie acoustique secondaire, qui correspond à la voie acoustique dorsale reconnue par tous les auteurs, renferme deux courants: l'un croisé, provient du ganglion à grosses cellules du côté opposé et se termine sur la face ventrale du ganglion lamellaire; l'autre, homolatéral ou direct, prend son origine dans le ganglion à grosses cellules du même côté et vient se terminer sur la face dorsale du ganglion lamellaire correspondant.

Etudions maintenant attentivement l'origine et la marche de ces deux courants.

a) **Faisceau acoustique dorsal contralatéral.**—Cette voie, très robuste, n'est autre que l'important système de fibres transversales (faisceau acoustique dorsal d'Edinger) que tous les auteurs, Stieda, Turner, Brandis, Edinger, nous même et Wallenberg, avons observé chez les oiseaux près du plancher ventriculaire, derrière le faisceau longitudinal posté-

rieur; tout en traversant le raphé, il aboutit à la région auditive du côté opposé et relie les noyaux acoustiques en un ensemble fonctionnel.

Les avis des auteurs sur la signification de cette voie ne sont pas très concordants. Tandis que Brandis la considère comme un système de fibres transversales homologue du corps trapézoïde des mammifères (voie acoustique centrale), Wallenberg affirme qu'elle représente une commissare transversale établie entre les deux noyaux à grosses cellules.

Pour Winkler cette voie n'est autre chose qu'un puissant contingent de fibres radiculaires de la 8e paire, au moyen desquelles le nerf cochléaire d'un côté se rélierait aux noyaux à petites cellules des deux côtés. Il y aurait, par conseguent, une voie radiculaire homolatérale et une autre opposito-latérale. Nous pensons que ce savant, qui a travaillé avec la méthode de Marchi, à été induit en erreur par la diffusion de l'inflamation consecutive à l'extirpation du labyrinthe. Très probablement le noyau à grosses cellules d'un côté a été atteint par la lesion, et les voies qui en naissent sont tombées en dégénérescence. Ce sont là des bizarreries et des caprices d'une méthode dont les résultats doivent s'interpreter avec une grande prudence et se contrôler par les procédés anatomiques directs.

Après nos premières recherches faites à l'aide de la méthode de Golgi, nous avions défendu l'opinion de Brandis. Mais les dernières observations que nous avons faites en employant le procédé de l'argent colloïdal, nous ont amené à des vues tout à fait différentes et qui — nous l'espérons — viennent résoudre définitivement cet intéressant problème.

Il est très difficile d'établir chez les animaux adultes l'origine et la terminaison des fibres du grand courant acoustique dorsal. Mais, heureusement, ce problème est très accessible chez les embryons d'oiseaux et même chez les oiseaux âgés de quelques jours. C'est surtout dans les embryons du poulet, du 5e au 7e jour de l'incubation, que l'on constate d'une façon incontestable, que ces fibres constituent un système de conducteurs qui naissent dans les neurones du noyau à grosses cellules d'un côté et se terminent dans le noyau lamellaire de l'autre côté (fig. 1, pl. 1e). Cette observation est d'autant plus facile et évidente, qu'à cette époque ni les fibres cochléaires, ni les conducteurs du corps trapézoïde, ni même les axones issus du noyau lamellaire n'attirent encore l'argent colloïdal (formule à fixation alcoolique ou avec l'alcool-ammoniaque). Remarquons encore que les cellules du ganglion lamellaire ainsi que celles du ganglion angulaire manquent d'imprégnabilité, ce qui ajoute encore de la clarté à ces coupes embryonnaires quasi schématiques.

En revanche, les neurones du noyau à grosses cellules qui, se développent de très bonne heure, attirent énergiquement le dépôt argentique et nous laissent voir leurs axones admirablement colorés; ceux-ci se déta-

chènt parfaitement isolés sur le fond incolore de la substance réticulaire.

Dans la fig. 1, pl. 1e, on voit que ces axones se dirigent d'abord en dedans et forment des faisceaux compacts sur le côté interne du ganglion; puis ils se dirigent vers le raphé en passant derrière le faisceau longitudinal postérieur et la substance réticulaire de l'autre côté. Arrivés au noyau à grosses cellules du côté opposé, ils se courbent en avant et en dehors pour former à la fin une voie ascendante qui longe intimement la face postérieure du noyau lamellaire, pas encore différencié chez les embryons de 5 jours. Cette voie ascendante, résultant du changement de direction du faisceau en question, diminue progressivement et se termine en totalité à la limite supérieure ou proximale du noyau lamellaire.

Pour bien apercevoir les arborisations terminales de ce faisceau dans l'intérieur du noyau lamellaire, il convient d'examiner des coupes provenant d'oiseaux nouveaux-nés ou âgés de quelques jours (formule à l'alcool ammoniacal). Comme le montrons dans les fig. 3 et 6, elles forment autour des cellules un des plexus les plus compliqués que l'on connaisse. Chaque fibre ou tige afférente, dont l'épaisseur diminue progressivement pendant son trajet de dedans en dehors, émet à angle droit un grand nombre de collatérales qui aboutissent dans les plexus intercellulaire; les tiges mêmes, fort amincies, finissent comme les branches collatérales, dans le lobe ou bout externe du ganglion lamellaire. Dans la fig. 6 *D*, pl. 1e nous reproduisons à un grossissement suffisant les fibrilles de cet intéressant plexus terminal. Remarquons, que les branches collatérales partent à angle presque droit d'un gonflement triangulaire.

D'ordinaire, ainsi que l'on observe dans les préparations de la méthode de Golgi, les arborisations dernières de ces collatérales se concentrent dans la lisière ventrale du noyau lamellaire, s'y mettant en contact avec les panaches dendritiques anterieurs des neurones de ce noyau; mais on aperçoit aussi, quelquefois, des fibres perforantes qui, traversant la lamelle ganglionnaire sans émettre des branches, semblent s'épanouir et se terminer dans le côté opposé ou côté dorsal du noyau à petites cellules.

b) **Courant homolatéral.**—Ce courant naît des neurones du noyau à grosses cellules du même côté, et de préference de ceux placés dans la région la plus dorsale du ganglion. On peut bien l'étudier dans les coupes frontales qui intéressent les territoires inférieurs des deux ganglions en connexion, parce qu'à ce niveau, les fibres homolatérales ne sont pas encore mélangées avec celles du cordon croisé. Dans les coupes les plus supérieures, les deux cordons de fibres nerveuses transversales marchent à la recontre du noyau lamellaire, et l'aspect de la double file de conducteurs afférents et du plexus terminal affecte une élégance et une netteté admirables, ainsi qu'on peut le voir dans la fig. 3, pl. 1e où nous avons

reproduit les ganglions acoustiques d'un moineau âgé de quelques jours.

Comme cette figure nous le montre, les axones du courant homolatéral sont très courts en comparaison de ceux qui constituent le courant croisé; ils marchent d'abord en arrière et en haut, en formant sur le côté dorsal du noyau une sorte de capsule fibrillaire; ensuite ils gagnent le bord externe de ce ganglion et, se trouvant à ce moment en face du noyau lamellaire, ils se terminent dans le plexus qui entoure le cellules de ce dernier. D'ordinaire, lorsque ces axones arrivent à l'espace compris entre le ganglion lamellaire et le ganglion à grosses cellules (fig. 3, *a*), ils se bifurquent en une branche externe et en une branche interne: la branche externe émet des collatérales qui s'épuisent dans la portion externe et antérieure du noyau lamellaire, tandis que la branche interne longe la limite dorsale de cet amas gris et fournit aussi une grande quantité de branchilles au reste du ganglion. L'ensemble des tiges du courant homolatéral constitue, en avant du noyau lamellaire, un plan de fibres parallèles qui diminue progressivement d'épaisseur, de dehors en dedans, et qui se termine sur le bord interne de cette masse de substance grise.

c) **Corps trapézoïde ou voie acoustique centrale.** — C'est à Wallenberg que revient l'honneur d'avoir reconnu le premier le corps trapézoïde des oiseaux à l'aide de la méthode de Marchi. C'est à lui que nous devons aussi la preuve définitive de l'existence, dans les régions ventrales du bulbe du pigeon, d'une véritable olive supérieure en rapport avec la voie acoustique centrale et tout à fait comparable au noyau du même nom des mammifères. Mais la méthode de Marchi, employée par ce savant, ne lui a pas permis de reconnaître la véritable origine des fibres de la voie acoustique centrale. En effet, Wallenberg attibue à tort l'origine du corps trapézoïde au noyau à grosses cellules dont les axones, comme nous l'avons montré ci-dessus, constituent exclusivement la voie transversale dorsale, c'est à dire un système acoustique de 2e ordre reliant ce ganglion avec le noyau lamellaire ou à petites cellules.

Le corps trapézoïde des oiseaux se compose de fibres fines beaucoup plus ténues que celles provenant du nerf cochléaire et que les axones nés dans le foyer à grosses cellules (fig. 3, *F*). C'est là un trait qui permet, au premier coup d'œil, de différencier les fibres trapézoïdales de n'importe quel autre courant fibrillaire en rapport avec les ganglions acoustiques. Les faisceaux arciformes du corps trapézoïde s'observent surtout dans les coupes supérieures de la région acoustique, à une hauteur où le noyau angulaire a presque disparu et où le noyau lamellaire se montre dans le maximum de son développement. Quant à l'origine et à la marche de ses fibres, les révélations des méthodes que nous avons employées, coïncident tout à fait. En effet, tant le procédé de Golgi, naguère employé par nous, que

celui au nitrate d'argent réduit — et aussi le procédé de Weigert-Pal — permettent de reconnaître que les axones provenant des cellules fusiformes du noyau lamellaire, après un trajet initial plus ou moins ascendant dans la frontière ventrale du ganglion, se dirigent d'arrière en avant, réunis en faisceaux délicats (fig. I, *C*); ils passent ensuite dans la substance réticulare, dans laquelle ils deviennent des fibres arciformes. Arrivés au territoire voisin de l'olive supérieure, ils se placent dans un plan

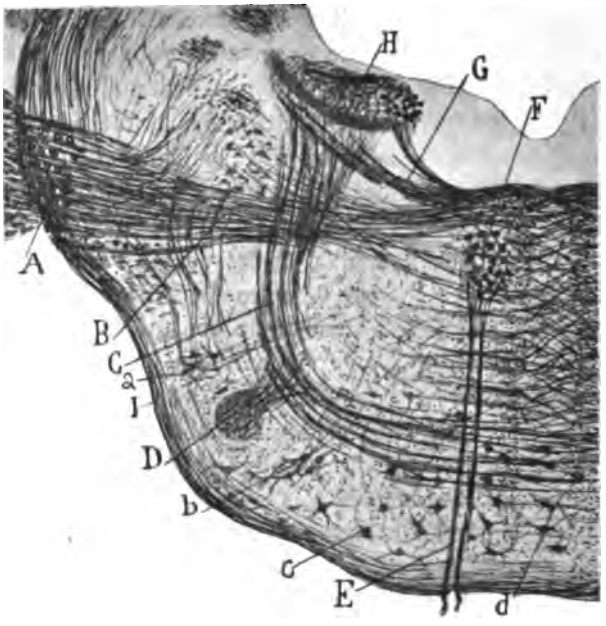


Fig. I. — Coupe frontale du bulbe rachidien d'un moineau âgé de quelques jours. — A, nerf vestibulaire et noyau tangentiel; B, faisceau provenant de ce noyau; C, corps trapézoïde; D, olive supérieure; E, nerf oculaire externe; F, noyau de ce nerf; G, voie acoustique dorsale croisée; H, noyau lamellaire ou à petites cellules; *a*, *b*, noyaux à cellules géantes dont les axones marchent en arrière.

plus profond que ce ganglion auquel ils abandonnent un grand nombre de collatérales (fig. I, *D* et fig. II, *D*). Quelques-unes des branches, attendu leur diamètre relatif, peuvent être considérées comme branches de bifurcation. Enfin, en continuant leur route au delà de l'olive supérieure, les fibres trapézoïdales croisent le raphé et constituent, ainsi que Wallenberg l'a démontré, une voie ascendante homologue du lemnisque externe des mammifères (fig. I, *d*). Outre les fibres nerveuses qui fournissent des collatérales à l'olive supérieure, il en a aussi d'autres qui ne font que la transverser sans y envoyer des branches nerveuses (fig. II).

Comme il a été déjà dit, Wallenberg, à la suite de ses expériences de

dégénérescences (il a détruit chez le pigeon les noyaux acoustiques bulbaires), Wallenberg, dis je, admet que cette voie acoustique centrale tire son origine du ganglion à grosses cellules. Mais nous avons démontré que les axones provenant de ces éléments (axones colossaux qu'il est impossible de confondre avec les délicates fibrilles du corps trapézoïde), constituent exclusivement la grande voie acoustique dorsale ou sous-ventriculaire.

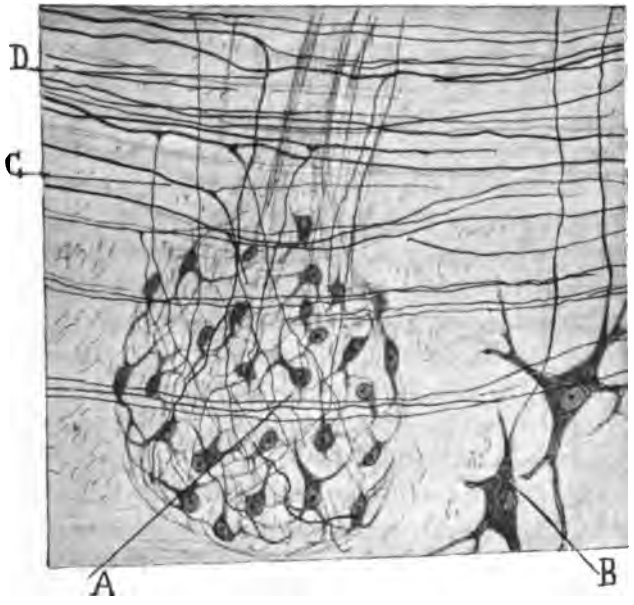


Fig. II. — Morceau d'une coupe frontale d'un oiseau âgé de 8 jours. — A, olive supérieure; D, corps trapézoïde; C, collatérales ramifiées dans l'olive supérieure; B, cellules géantes de la substance reticulaire voisine de l'olive.

Cette erreur de Wallenberg, imputable sans doute aux résultats un peu capricieux et parfois difficiles à interpréter de la méthode de Marchi, tient probablement à ce que dans les expériences de destruction des noyaux acoustiques faites par ce savant, l'inflamation consécutive à la blessure s'est peut être propagée, malgré toutes les précautions prises, au noyau de petites cellules, entraînant de ce fait la dégénérescence du corps trapézoïde. Cette lésion du noyau lamellaire es d'autant plus facile que ce ganglion engaîne, tant du côté latéral que des côtés ventral et dorsal, le ganglion à grosses cellules et, par conséquent, il est presqu'impossible d'atteindre ce dernier sans intéresser celui-là.

Faisons remarquer que chez les oiseaux il n'y a pas de fibres acoustiques directes destinées à l'olive supérieure accessoire (noyau à petites

cellules) ou à l'olive supérieure principale. Tous les conducteurs acoustiques sans exception se rendent au ganglion à grosses cellules, homologue du noyau acoustique ventral des mammifères, et au noyau angulaire qui correspond au tubercule acoustique de ces derniers vertebrés. En outre, nos recherches recentes faites dans les embryons du lapin et dans les lapins nouveau-nés nous ont persuadé que c'est la même chose dans les mammifères. D'après l'examen des coupes où toutes les fibres du nerf cochléaire se montraient parfaitement colorées, aucune branche de ce cordon nerveux quitte les territoires du ganglion ventral et du ganglion latéral. Nous considerons donc comme insoutenable l'hypothèse emise par certains savants et par nous-même de l'existence de quelques fibres acoustiques directes destinées au *noyau du corps trapézoïde* ou à d'autres foyers bulbaires. Nous inclinons aussi à juger comme des éffets accidentels de la méthode de Marchi les dégénéscences secondaires trouvées recemment par Tricomi-Allegra (1) dans le *corps trapézoïde*, le *lemnisque externe*, le *fascicule longitudinal postérieur* et les *stries acoustiques des mammifères, consecutivement à la lesion du nerf cochléaire.*

Homologie probable du noyau lamellaire. — Les intéressantes connexions acoustiques du noyau lamellaire que nous venons de décrire, posent un problème de solutions difficile. Il n'est pas douteux qu'il s'agisse là d'une véritable station auditive bulbaire; mais à quel noyau acoustique des mammifères correspond-elle?

Brandis, la compare à l'olive supérieure. Mais cette identification devient suspecte, du moment que Wallenberg a trouvé dans la portion ventrale de la substance réticulaire bulbaire des oiseaux une véritable olive supérieure qui reçoit un grand nombre de collatérales du corps trapézoïde. Ainsi que nous l'avons déjà indiqué, Winkler le considère à tort comme une station primaire des fibres radiculaires du nerf cochléaire, et correspondant au *noyau dorsal* du cobaye.

Si pour trouver une solution plausible, le critérium de la morphologie générale du ganglion et de ses neurones constitutifs suffisait, nous considérerions le noyau lamellaire comme un centre homologue à l'olive supérieure accessoire des mammifères. Les deux bandes limitantes de fibres terminales pourvues de collatérales, la richesse inouïe du plexus péricellulaire, la forme en fuseau des neurones etc., sont autant de caractères communs au noyau lamellaire et à l'olive supérieure accessoire des mammifères. Mais il faut reconnaître que le critérium morphologique et structural es passible d'erreur; on peut seulement s'en servir pour corroborer une homologie basée sur des principes plus dignes de confiance. Or,

(1) *Tricomi-Allegra:* Studio sperimentale sur la via acustica fondamentale. *Nevraxe.* Vol. VII, 1905.

à notre avis, le principe qui, à ce point de vue, prime toutes les autres considérations d'ordre morphologique ou structural, est celui des connexions. Si nous saurions avec certitude les véritables rapports de l'olive supérieure accessoire des mammifères, le problème de l'homologie du noyau lamellaire serait bientôt résolu. Malheureusement, nous ignorons si l'olive supérieure accessoire des mammifères est le point de départ de conducteurs acoustiques de troisième ordre qui, se joignant à ceux du corps trapézoïde, forment par conséquent une voie auditive centrale, ou si plutôt ses neurones donnent naissance à un système bulbaire descendant quelconque, destiné exclusivement à produire des actions réflexes. Nous ne savons non plus, si une partie plus ou moins considérable des axones provenant du ganglion principal ou ventral des mammifères (ganglion probablement homologue au ganglion à grosses cellules des oiseaux) se termine entiérement dans le noyau olivaire accessoire opposito latéral ou dans les deux noyaux olivaires, principal et accessoire.

Tant que ces questions anatomiques concernant la structure bulbaire des mammifères ne seront pas complètement élucidées, il ne sera pas possible de fixer d'une façon définitive l'homologie du ganglion lamellaire. Somme toute, nous considérons provisoirement ce ganglion comme le représentant de l'olive supérieure accessoire, mais c'est là une hypothèse qui exige une vérification.

Conclusions. 1. Le nerf cochléaire des oiseaux se divise en une branche externe ramifiée dans le ganglion angulaire et une branche interne destinée au ganglion à grosses cellules.

2. Le noyau lamellaire représente une station acoustique de second ordre, c'est-à-dire, qu'il ne reçoit pas de fibres cochléaires directes, il est plutôt la station terminale d'un puissant système cochléaire de second ordre qui tire son origine du ganglion à grosses cellules des deux côtés.

3. La voie acoustique dorsale des oiseaux ne constitue pas un corps trapézoïde (c'est-à-dire une voie acoustique centrale qui se continue avec le lemniscus latéral, reliant les foyers acoustiques primaires au corps genouillé interne) mais un système de conducteurs reliant le noyau à grosses cellules d'un côté avec les ganglions lamellaires des deux côtés. Partant, entre ces deux espèces de foyers il existe un courant acoustique direct et un courant acoustique croisé.

4. Si l'on admet que le ganglion lamellaire représente l'olive accessoire des mammifères, il faudrait, pour que le corps trapézoïde de ces animaux puisse correspondre, en principe, à celui des oiseaux, démontrer que les fibres issues du ganglion ventral des mammifères se terminent intégralement dans l'olive supérieure accessoire, où prendrait naissance une voie acoustique de 3e ordre qui se continuerait avec le lemniscus externe.

Si une telle hypothèse, qui a déjà été exposée, avec des variantes, par Edinger (1) et Koelliker, était justifiée par des recherches futures, on pourrait admetre que les différences entre le corps trapézoïde des mammiféres et celui des oiseaux, portent exclusivement sur la situation différente des conducteurs et des stations intermédiaires de cette voie acoustique centrale. Chez les oiseaux, l'olive supérieure accessoire aurait émigré de son siège ordinaire. Et à la suite de cette émigration les deux principaux facteurs constitutifs du corps trapézoïde des mammifères, savoir, les fibres acoustiques de 2e ordre et celles de 3e ordre, se seraient aussi séparés chez les oiseaux. Tandis que les fibres de 3e ordre occuperaient à peu près la même situation que chez les mammifères, au contraire, les conducteurs acoustiques de 2e ordre auraient subi une considérable déviation, en formant dans la région subventriculaire un puissant système acoustique de composition homogène.

II. — Nerf vestibulaire

Nos études sur les terminaisons du nerf vestibulaire des oiseaux ne sont pas encore achevés. Cette recherche est semée de difficultés en raison du grand nombre d'amas gris qui semblent se rattacher aux ramifications de ce cordon nerveux et à cause aussi, de la presqu'impossibilité de poursuivre les voies secondaires fort compliquées qui prennent naissance dans les ganglions vestibulaires secondaires. Toutefois, en attendant la collection complète des données nécessaires pour compléter ces investigations, nous allons exposer certains faits qui offrent quelque intérêt pour la connaissance des voies vestibulaires des oiseaux.

Il résulte des travaux en grande partie concordants de Brandis (2), Wallenberg (3), Deganello (4), et Edinger (5), que le nerf vestibulaire des

(1) Dans son livre d'ensemble (Vorlesungen uber den Bau der nervösen Centralorgane etc. 6e Aufl, 1900). Edinger reproduit dans la figure 282, pag. 402 un schème des voies et des ganglions acoustiques des mammifères qui coïncide essentiellement avec la disposition que nous venons d'observer chez les oiseaux. En effet, dans cet schème on voit que chaque olive supérieure recoit des fibres acoustiques de 2e ordre provenant des ganglions ventraux des deux côtés Si, au lieu de l'olive supérieure principale, Edinger eût placé *l'olive accessoire*, la représentation des voies acoustiques faite par ce savant serait absolumment conforme à celle que nous avons donnée de ces mêmes voies chez les oiseaux.

(2) *Brandis*: Untersuchungen über das Gehirn der Vögel: II. Ursprung der Nerven der Medulla oblongata (Nerf acoustique). *Arch f. mikros Anat.* Bd. 43, 1895.

(3) *Wallenberg:* Uber zentrale Endstätten des Nervus octavus der Tauben. *Anat. Ans.* Nr. 4 und 5, 1900.

(4) *Deganello:* Asportazione del canali semicirculari: degeneracioni consecutive nel bulbo e nel cerveletto. *Rev. esper. di Fren.*, Vol. 29, 1899.

(5) *Edinger:* Vorlessungen über die nervösen Zentralorgane ect. 6. Aufl. Bd. II. Leipzig, 1908.

oiseaux se termine dans les amas de substance grise suivants: 1. Dans le *champ acoustique*, qui est une aire bulbaire étendue située en avant des ganglions terminaux du nerf cochléaire; 2. dans un *noyau dorsal*, tout à fait comparable au noyau de même nom des mammifères; 3. dans *l'écorce du cervelet* ainsi que dans certaines masses grises siégeant sur le territoire de passage cérébello-bulbaire et homologues probablement au ganglion de Bechterew des mammifères; 4. enfin dans le noyau du moteur oculaire externe. Wallenberg, qui a étudié chez les oiseaux, à l'aide de la méthode de Marchi, la terminaison de la 8e paire, mentionne encore l'existence de fibres vestibulaires directes, qui passeraient en avant du faisceau longitudinal postérieur pour aller ensuite à la substance réticulaire du cordon antérieur et à la partie marginale du cordon antéro-latéral et devenir finalement descendantes. Il soutient aussi que les fibres entrant dans la constitution du cervelet seraient des axones radiculaires directs, et se termineraient dans les masses grises centrales de cet organe.

Bifurcation des fibres vestibulaires. — En ce qui concerne le caractère collatéral ou terminal des fibres vestibulo-cérébelleuses, et des fibres radiculaires directes de Wallenberg, les auteurs ne nous renseignent pas suffisamment. Nos récentes recherches faites chez les oiseaux et chez les poissons à l'aide de la méthode au nitrate d'argent réduit prouvent, qu'il y a, d'après la manière dont elles se comportent, au moins trois classes de fibres vestibulaires: 1. des libres vestibulaires directes, non bifurquées; 2. des fibres bifurquées, dont une branche pénètre dans le cervelet, et l'autre se ramifie dans des ganglions bulbaires probablement homologues aux noyaux de Deiters, dorsal et de Bechterew des mammifères; 3. des fibres colossales, dont la branche ascendante, réduite à une excroissance, se termine dans un ganglion spécial très apparent chez les poissons et les oiseaux, c'est-à-dire, chez les animaux dont les fonctions d'équilibration sont très importantes. Ce ganglion, que nous avons décrit tout récemment est le noyau tangentiel (1).

1. Terminaison des fibres vestibulaires colossales. Ganglion tangentiel. — Nous avons déjà parlé de cet interessant ganglion dans une autre travail; c'est pourquoi nous nous bornerons ici à donner une figure qui montre la position de ce ganglion chez les oiseaux nouveau-nés (fig. III, *A*).

Quant à l'axone, très robuste et rectiligne, il part constamment du côté interne du corps cellulaire, longe parallèlement les faisceaux radiculaires avec lesquels il se mêle, et enfin il se perd dans un plexus compliqué, qui se prolonge jusqu'au raphé (fig. I, *B*). Ce qui rend particulièrement

(1) *Cajal*: Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. *Trav. du Lab. de Rech. Biol.* Tom. VI, fasc. 1 et 2, 1908.

difficile la poursuite complète de ces axones chez les oiseaux, c'est que au courant transversal formé par les dits prolongements, concourrent

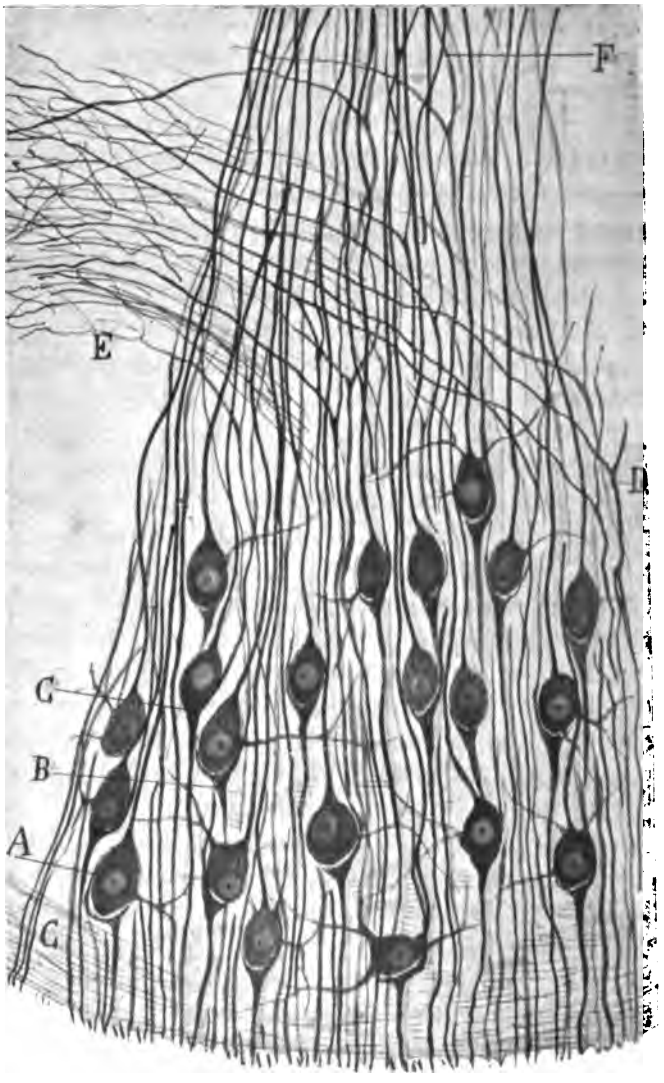


Fig. III.—Morceau d'une coupe frontale du bulbe rachidien d'un oiseau âgé de quelques jours.— A, cellules du noyau tangentiel; B, fibre vestibulaire dont l'excroissance triangulaire apparait en contat intime avec une cellule; C, fibres du corps restiforme; D, bifurcation d'une fibre vestibulaire; E, branches ascendantes vestibulaires pénétrant et se ramifiant dans le noyau piriforme; F, gros axones du noyau tangentiel se dirigeant vers le rappé.

aussi plusieurs cylindres-axes émanés de la portion la plus inférieure du noyau de Deiters (fig. III, *F*).

Même dans les préparations les plus appropriées des oiseaux, nous n'avons pas réussi, à cause de cette complication fibrillaire, à surprendre, d'une façon complète, l'itinéraire des prolongement nerveux du noyau tangentiel; nous avons seulement reconnu qu'ils se portent en dedans, donnant naissance à une voie transversale très robuste qui, après avoir gagné le raphé en passant au devant du faisceau longitudinal postérieur, se disperse dans la substance réticulaire de l'autre côté (fig. 3, *I*). Mais chez les poissons, on peut très facilement constater que ces axones forment une voie secondaire croisée, se rendant à la partie antérieure de la substance réticulaire blanche, oú ils constituent un système descendant, allant jusqu'à la moelle épinière et fournissant des collatérales aux noyaux moteurs, particulièrement au noyau du moteur oculaire externe.

Cette voie descendante croisée partant du ganglion tangentiel, à été déjà reconnue et bien décrite chez les poissons par Wallenberg, qui la designe: *Tractus octavo spinalis cruciatus lateralis*. Ce savant distingue, dans le nerf acoustique des téleostéens, trois racines: *dorsale, intermédie* et *ventrale*. La racine ventrale se rend à un amas de substance grise placé dans un plan ventral à la racine spinale de la Ve paire (*nucleus ventralis nervi octavi*) et qui peut se poursuivre en direction caudale jusqu'au niveau frontal du nerf vague. D'après Wallenberg, le *tractus octavo-spinalis cruciatus lateralis* (qui equivaut à la voie vestibulaire descendante decrite par nous dans le ganglion tangentiel de la truite) (1), comprend des fibres radiculaires directes et des fibres nées dans le *noyau vestibulaire ventral*, noyau qui correspond à peu près à notre *ganglion tangentiel* (2). Naturellement, Wallenberg, qui s'est servi pour étudier les voies acoustiques des poissons soit de la méthode de Marchi soit de celle de Weigert-Pal, n'est pas arrivé à bien différencier le ganglion tangentiel des autres foyers vestibulaires, ni à démontrer d'une façon exacte le mode d'origine du dit faisceau *octavo spinalis cruciatus lateralis*. Ce sont là des faits que les méthodes neurofibrillaires ou le procédé au chromate d'argent peuvent seulement nous révéler.

1. *Terminaisons des branches vestibulaires dans le noyau tangentiel.* Ces terminaisons constituent le trait le plus caractéristique du noyau tangentiel et ce qui permet de le reconnaître très facilement dans les préparations au nitrate d'argent. En général, le rapport entre les neurones du noyau tangentiel et les fibres radiculaires du nerf vestibulaire s'établit au moyen d'une excroissance ou branche grosse, courte, naissant à angle

(1) *A. Wallenberg:* Beitrage zur Kenntnis des Gehirns des Teleostier und Selachier. *Anat. Anzeiger*. Bd. XXXI, n° 15 u. 16, 1907

(2) *S. R. Cajal:* Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. *Trav. du Lab. de Rech. biol.* Tomo VI, 1908.

aigu du trajet des axones afférents, et garnie souvent de quelques branchilles, qui, de même que le bout de l'excroissance, embrassent très intimement le contour du protoplasma neuronal. D'ailleurs, ce singulier mode d'union, qui rappelle celui des calices de Held du corps trapézoïde, offre des variantes que l'on peut constater dans la figure IV du texte. Ayant déjà decrit avec details la terminaison de ces fibres, nous nous bornerons à réproduire ici (fig. IV) les dispositions plus fréquentes de l'articulation vestibulo-neuronale dans le noyau tangentiel.

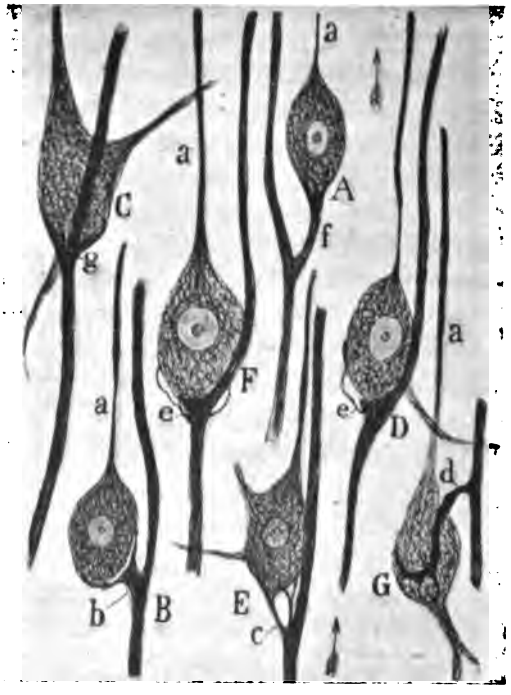


Fig. IV.—Détails des cellules du noyau tangentiel du nerf vestibulaire. Objec. 1,30 apochr. Zeib., Milan de quelques jours. — A, B, C, D, E, G, formes différentes des excroissances terminales du nerf vestibulaire; *a*, axone du neuron; *b*, excroissance en forme de ventouse; *c*, articulation au moyen de branches disposées en corbeille; *d*, articulation au moyen d'un grossissement triangulaire duquel partent quelques branches entourant le soma neuronal; *e*, articulation au moyen d'un manche, etc.

Après avoir formé leur excroissance ou branche de connexión, les fibres vestibulaires continuent leur trajet vers la frontière profonde du noyau tangentiel, se perdant ensuite dans le plexus fibrillaire très compliqué qui existe au niveau du ganglion de Deiters et d'autres amas gris voisins. Chez les oiseaux il est impossible, à cause de cette complication fibrillaire, de déterminer la marche et la terminaison définitive de ces

branches descendantes provenant des fibres pourvues d'excroissance de connexión. Mais chez les poissons, nous avons reconnu avec sureté, que ces branches descendent et se distribuent à l'intérieur d'un ganglion longitudinal placé en avant et en dessous du noyau de Deiters.

En comparant le nombre des fibres vestibulaires parvenues à ce dernier ganglion avec celui des conducteurs pourvus d'excroissances ou de terminaisons dans le noyau tangentiel, on arrive facilement à reconnaître que seulement une partie des fibres radiculaires (peut-être $^1/_3$ ou $^1/_4$), entre en connexion avec la dite station vestibulaire. La majorité des fibres constituent des faisceaux compacts, qui traversent le ganglion sans y émettre de branches collatérales ni terminales. C'est seulement dans un plan plus interne qu'une quantité considérable de conducteurs montre la bifurcation bien connue.

Cete division en branche ascendante et en branche descendante porte-t-elle aussi sur les fibres radiculaires reliées au foyer tangentiel?

Chez les oiseaux, nous n'avons jamais reconnu de bifurcation dans les fibres en relation avec le ganglion tangentiel. Cependant on ne peut pas savoir avec certitude si, à ce point de vue, les fibres pourvues d'excroissances collatérales se comportent d'une façon spéciale. Néanmoins, en tenant compte de ce que chez les poissons ces mêmes conducteurs manquent tout à fait de bifurcation, il nous semble très probable que chez les oiseaux, aussi bien que chez les téléostéens, les excroissances ou appendices de connexion destinées au noyau tangentiel représentent la branche ascendante de la division des racines vestibulaires des mammifères.

2. *Fibres vestibulaires fines ou directes.* — En étudiant il y a quelques années (1), par la méthode de Golgi, les fœtus de chat et de souris, nous avons rencontré dans le tronc du nerf vestibulaire un faisceau très compact de fibres relativement fines qui, sans offrir la bifurcation bien connue, pénètrent horizontalement dans le bulbe, longent la substance réticulaire en passant en avant du côté supérieur du noyau de Deiters et du segment vertical de la 7e paire pour croiser (en partie du moins) le raphé et se disséminer finalement dans la substance réticulaire blanche de l'autre côté. Nous avons nommé ce faisceau, absolument constant chez les mammifères, *cordon vestibulaire croisé.*

Nos récentes recherches faites chez les oiseaux et surtout chez les poissons (*salmo fario*) nous ont persuadé que notre faisceau vestibulaire croisé, c'est-à-dire un cordon spécial de fibres dépourvues de bifurcations et tout à fait étranger aux ganglions de Deiters et de Bechterew, co-

(1) *Cajal:* Nueva contribución al estudio del bulbo raquídeo. VI. Sobre un manojo cruzado del nervio vestibular. *Revis. trim. microgr.* Tom. III. 1897. — Voyez, aussi: Histología del sistema nervioso, etc. Tom. II, pág. 96.

rrespond, en partie du moins, aux fibres vestibulaires directes, signalées en 1900 par Wallenberg chez les oiseaux, et aussi à certains faisceaux compacts de fibres vestibulaires fines que nous avons tout dernièrement différencié dans les embryons de la truite. Après un trajet horizontal variable à travers le bulbe, ces cordons directs des poissons deviennent descendants, s'engageant soit dans la substance reticulaire grise des deux côtés, soit dans une aire triangulaire dorsale, homologue probablement au noyau dorsal des vertébrés supérieurs.

Ces préparations obtenues par la méthode au nitrate argent réduit montrent aussi, très nettement, les fibres vestibulaires directes des oiseaux. Ces fibres sont les plus ventrales et les plus supérieures de toutes les fibres vestibulaires. Ainsi pour les voir dans les coupes frontales il faut que le ganglion de Scarpa et le noyau tangentiel aient presque complètement disparu. Elles forment deux ou trois faisceaux à fibres fines, qui passent d'abord en arrière de la racine sensitive du trijumeau, marchent ensuite vers le raphé, sans se bifurquer ni contracter de connexions avec le ganglion tangentiel, et enfin semblent, dans leur majeure partie, traverser le raphé pour se perdre dans la substance réticulaire de l'autre côté. Pendant leur long trajet homolatéral elles ne semblent fournir de branches à aucun noyau vestibulaire et constituent, par conséquent, ainsi que le soutient Wallenberg, des voies descendantes bien individualisées. Malheureusement, la grande complication fibrillaire que montrent les préparations au nitrate d'argent réduit, à l'époque où ces fibres vestibulaires directes s'imprégnent constamment, empêche de savoir quelles sont les stations d'arrivée du bulbe ou de la moelle auxquelles ces conducteurs apportent l'ébranlement nerveux. Une autre cause de confusion tient à la proximité des tubes radiculaires plus inférieures du nerf facial, lesquels longent le côté ventral du tronc vestibulaire, se mélangeant aux fibres vestibulaires directes desquelles il est souvent difficile de bien les différencier.

3. *Fibres nerveuses bifurquées et faisceau vestibulo cérébelleux.* — Outre les conducteurs destinés au ganglion tangentiel et ceux formant la voie transversale ou directe décrite par Wallenberg, il existe encore un considérable contingent d'axones vestibulaires assez robustes qui, après avoir passé, réunis en faisceaux parallèles, le noyau tangentiel marchent en dedans, pour se bifurquer en branche antérieure ou vestibulo-cérébelleuse et en branche interne ou descendante.

Dans la fig. III, *D*, un peu schématique pour montrer clairement le cours des fibres vestibulaires, nous reproduisons la division de ces dernières. Remarquons qu'elle a lieu en des plans différents, et dans une aire assez considérable du plexus formé par les fibres radiculaires; mais toujours

en dedans du ganglion tangentiel. Souvent, la branche antérieure, est plus grosse que la branche interne qui devient plus au moins descendante.

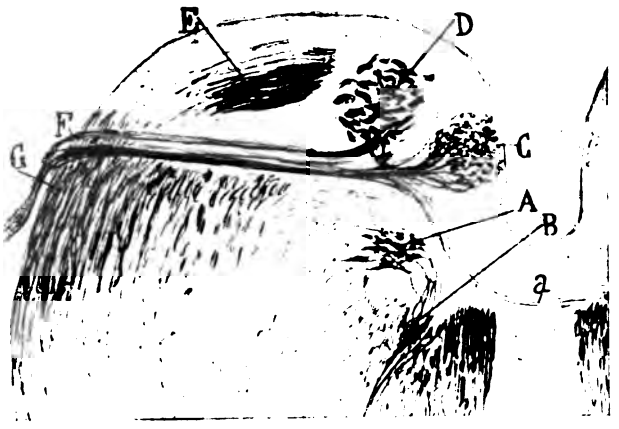


Fig. V.—Coupe transversale du bulbe rachidien de l'embryon du poulet du 10e jour. — A, B, noyaux externe et anterieur du nerf hipoglosse; C, noyau dorsal moteur du nerf vague; D, faisceau solitaire; F, nerf vague; E, racine descendante du nerf vestibulaire.

Cependant il n'est pas rare de trouver les deux branches de la division à peu près égales.

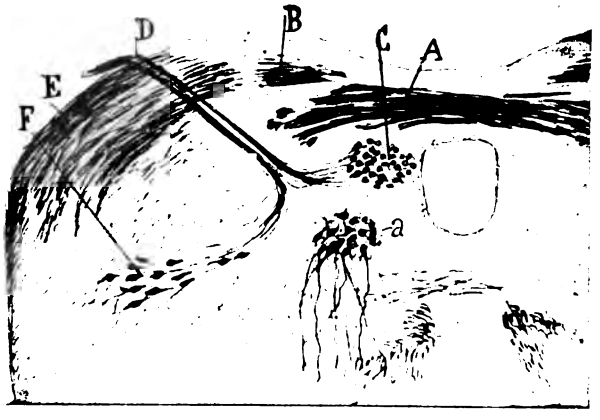


Fig. VI.—Coupe bulbaire de même embryon mais faite plus distalement.— A, Croisement du faisceau solitaire dans le ganglion commissural; B, racine descendante du nerf vestibulaire; D, nerf spinal; G, F, noyaux interne et externe, respectivement, du nerf spinal.

La branche interne ou descendante marche d'abord dans la direction primitive de la tige radiculaire pour devenir ensuite oblique et descen-

dante. Elle semble se ramifier dans divers amas gris correspondant au champ acoustique d'Edinger et homologues très probablement au noyau descendant des mammifères.

Dans les oiseaux nouveaux-nés et les embryons du 16e au 20e jour de l'incubation, l'abondance de fibres du champ acoustique empêche souvent de bien preciser l'étendue et la disposition de la branche descendante du nerf vestibulaire. Par contre, dans les embryons du 10e au 12e jour, elle se poursuit très aisement jusqu'à sa terminaison inférieure. Comme nous montrons dans les figures V et VI ces branches descendantes forment d'abord, en dessous du ganglion tangentiel et du noyau de Deiters, un système de faisceaux plexiformes descendants. Ce plexus, très bien délimité, siège, au voisinage de la surface postérieure du bulbe, en arrière des branches descendantes sensitives de la Ve paire et en dehors et en arrière des faisceaux du cordon solitaire qui, chez les oiseaux, constitue un système très robuste et ample (fig. V, *D*). Au niveau du noyau périependymal du nerf spinal, le système des branches descendantes du nerf vestibulaire a beaucoup diminué, étant représenté par quelques petits faisceaux aplatis placés près de la surface bulbaire, en dedans des fibres du trijumeau auxquelles ils se rapprochent de plus en plus. En fin, au delà du croisement du faisceau solitaire, les conducteurs vestibulaires disparaissent presque entièrement.

Consignons en passant que chez les oiseaux, de même que chez les mammiferes et chez les poissons, il existe un *ganglion commissural* au niveau duquel, comme l'on peut remarquer dans la figure VI, *A*, se produit la décussation du faisceau solitaire; cette décussation est totale, ou presque totale, ayant lieu dans toute l'étendue longitudinale du dit ganglion. Remarquons en outre dans la figure VI, *D* que le nerf spinal provient, ainsi que cela arrive chez les mammifères, de deux ganglions : d'un foyer postérieur juxta-épendymaire et composé de petites cellules très pauvres en néurofibrilles (*C*), et d'un autre foyer antérolateral constitué par de grosses neurones pourvues, comme les cellules motrices ordinaires, d'une charpente neurofibrillare fort compliqué (*F*).

Quant à la branche interne ou vestibulo-cérébelleuse, elle se dirige en arrière, disposée en faisceaux flexueux et lâches qui croisent une masse très étendue de substance grise, placée en dehors du plancher ventriculaire (fig. III, *E*).

Ganglions terminaux du nerf vestibulaire. — Il est parfois très difficile de bien delimiter les amas gris dans lesquels aboutissent les branches maîtresses et les fibrilles collatérales du nerf vestibulaire, et il est bien plus difficile encore de préciser l'homologie de toutes ces masses grises des oiseaux par rapport aux ganglions vestibulaires des mammifères.

D'après nos observations, que nous ne considérons pas encore définitives, le nerf vestibulaire des oiseaux se met en connexion avec les ganglions suivants :

1. D'abord avec *l'écorce du cervelet* à laquelle se rend une partie du moins des branches ascendantes du nerf vestibulaire.

2. Le *ganglion de Deiters*, c'est-à-dire, un amas gris à cellules colossales occupant, à peu près, chez les oiseaux la même position que le foyer de ce nom chez les mammifères.

3. Le *noyau descendant*, accumulation ganglionnaire interposée entre les faisceaux de la branche descendante du nerf vestibulaire. Ce foyer correspond exactement au *noyau descendant* des mammifères.

4. Les *noyaux jumeaux à cellules géantes*, déjà décrits dans un autre travail (1) et homologues vraisemblablement du *ganglion de Bechterew* des mammifères.

5. Le *noyau piriforme* ou *ganglion vestibulaire à petites cellules*, placé en arrière et en dehors du foyer de Deiters.

6. Le *noyau quadrangulaire* on *juxta—pedonculaire*, situé en dehors du précédent et qui longe le côté interne du corps restiforme.

7. Le *noyau vestibulo-cérébélleux*, amas de substance grise allongé en direction dorso-ventrale, intercalé entre le ganglion piriforme et le noyau quadrangulaire.

8. Enfin, le *noyau tangentiel* dont nous avons déjà parlé.

On trouve encore d'autres amas de substance grise moins importants. Nous en parlerons à l'ocasion de la description des noyaux dont ils semblent dependre.

a *Terminaisons des fibres vestibulaires dans le cervelet.*—Les branches ascendantes de bifurcation du nerf vestibulaire forment divers faisceaux dont la position et la direction varient beaucoup. Une bonne part de ces branches surtout celles provenant des divisions placées sur un plan très latéral semblent destinées au noyau vestibulaire piriforme, ainsi qui l'on voit dans la fig. VII. Mais dans certaines coupes frontales du cervelet comprenant le corps restiforme, on remarque aussi un gros faisceau de branches ascendantes qui, après avoir marché parallelèment aux fibres du pedoncule cérébélleux inférieur et passé entre la noyau latéral supérieur du cervelet et les foyers jumeaux à cellules géantes, se perd dans la substance blanche centrale du cervelet. Ces fibres vestibulo-cérébélleuses affectent une disposition flexueuse et elles se détachent fort bien de la substance blanche voisine, à cause de leur diamètre rélativement considérable. Quant à la terminaison de ce faisceau, le procédé du ni-

(1) *S. R. Cajal*: Los ganglios centrales del cerebelo de las aves. (En este mismo fascículo).

trate d'argent réduit ne permet pas de la préciser d'une façon sufissante. Cependant nous avons admis, à l'occasion de recherches faites par la méthode de Golgi, la continuation de ces conducteurs avec les fibres grimpantes de la couche moléculaire cérébélleuse.

b *Ganglion de Deiters*.—Jusqu' à present les auteurs n'ont pas fixé avec sureté la position exacte de ce noyau. A cet égard la confussion est telle qu'un savant, Winkler, qui a tout recemment exploré les ganglions acoustiques des oiseaux, est arrivé à soutenir l'homologie du noyau de Deiters des mammifères avec le *foyer à grosses cellules* de Brandis, foyer appartenant évidemment au domaine du nerf cochléaire, et que Brandis et nous-même avons considéré homologue du noyau ventral acoustique des mammifères. Enfin, Edinger et Brandis ne nous renseignent pas sufisamment sur ce sujet.

A notre avis, il existe chez les oiseaux un veritable ganglion de Deiters, tout à fait comparable à celui des vertebrés supérieurs; mais pour bien le reconnaître il est besoin d'explorer les coupes les plus proximales de la région vestibulaire du bulbe rachidien, à une hauteur dans laquelle les noyaux terminaux de nerf cochléaire ont déjà disparu ou n'existent que des faibles vestiges (fig. VII, *D*). Dans ces coupes on trouve une masse grise étendue composée des gros neurones multipolaires, qui émettent des dendrites longues et très ramifiées. Ce ganglion affecte une forme triangulaire à base externe, ayant pour limites, en arrière, le noyau dorsal et quelques restes des voies acoustiques decussées, en dehors, le noyau piriforme et son pedicule et, en bas, la grande voie transversale issue du foyer vestibulaire tangentiel. Comme nous montrons dans la fig. VII, *A*, ce courrant diminue ou cesse tout à fait quand le ganglion de Deiters atteint son plein développement.

En ce qui concerne l'axone de ces gros neurones, il est très robuste et manque de collatérales perceptibles. Après un trajet initial variable et souvent incurbé, il se comporte comme ceux du ganglion homologue des mammifères, c'est-à-dire, que tantôt il se dirige en avant disposé en faisceaux pour se rendre et devenir vertical dans la substance reticulaire voisine, tantôt il se porte en dedans et s'incorpore au faisceau longitudinal des deux côtés, où il se divise parfois en branche ascendante et en branche descendante.

On peut considérer comme des amas gris annexés au ganglion de Deiters deux autres noyaux que nous reproduisons dans les figures VII. Nous les appellerons: le *noyau accessoire à petites cellules*, et le *noyau intersticiel* (fig. VII, *J*).

a) Le *noyau à petites cellules* siège en bas du ganglion de Deiters dont il semble représenter un appendice ou continuation. Il est placé entre la

grande voie vestibulaire horizontale provenant du noyau tangentiel, le noyau piriforme et le *ganglion acoustique lamelleux*. Pour bien le voir il faut examiner des coupes frontales passant en dessous du ganglion de Deiters.

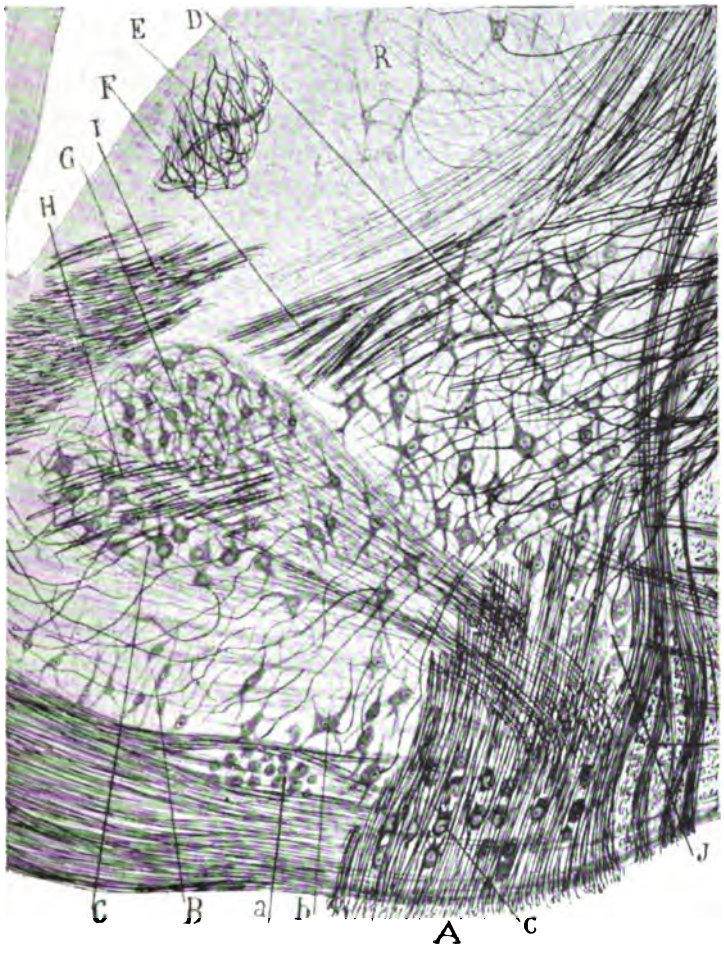


Fig. VII.—Coupe frontale de la région terminale du nerf vestibulaire. Moineau âge de 8 jours. — A, nerf vestibulaire; B, noyau cuadrangulaire; C, noyau vestibulo-cérébélleux; D, ganglion de Deiters; E, reste du plexus marginal du noyau lamellaire; F, voie des noyaux jumeaux à neurones géants; G, noyau piriforme; H, voie issue du noyau latéral supérieur du cervelet; J, noyau intersticiel; I, pedoncule cérébélleux supérieur; *a*, noyau du corps restiforme; *c*, cellules du noyau tangentiel du nerf vestibulaire; *b*, grosses cellules du noyau quadrangulaire; R, noyau dorsal supérieur.

Ses neurones, qui possedent disposition multipolaire, semblent être en rapport avec des branches du nerf vestibulaire et émettent des axones qui, se dirigeant en avant, se rendent à la substance reticulaire immédiate.

b) Le *noyau intersticiel* occupe des interstices des faiceaux du courrant transversal provenant du noyau tangentiel (fig. VII, *J*). Quelques uns de ses neurones siegent devant de cette voie, dans la frontière de la substance réticulaire du bulbe. Ce ganglion se compose de neurones à moyenne taille ainsi que de cellules volumineuses que se réunissent en des ilôts très compacts.

Dans certains de ces éléments volumineux nous avons réussi à poursuivre les axones qui s'engagent dans la substance reticulaire voisine, pour prendre part dans la constitution de la grande voie vestibulo-réflexe-homolatérale descendante. Du reste, le foyer intersticiel ne s'étend pas à toute la hauteur du tronc du nerf vestibulaire; il siège exclusivement dans la portion supérieure de celui ci, tout près du ganglion de Deiters.

Ganglion piriforme ou noyau vestibulaire à petites cellules. En arrière du courant transversal du nerf vestibulaire et au devant du pedoncule cérébélleux supérieur, on trouve une agglomération de substance grise dont la section frontale est irregulièrement piriforme. Cet amas gris offre une portion terminale dilatée et allongée en direction dorso-ventrale, et un pedicule antérieur relié, au moyen des faisceaux nerveux, avec le nerf vestibulaire (fig. VII, *G*).

Le noyau piriforme est caractérisé par la présence de neurones à moyenne dimension (pas très petites) qui constituent une masse assez compacte et bien delimitée des ganglions voisins. Elle se rencontre dans les coupes supérieures de la région vestibulaire du bulbe, au niveau du noyau de Deiters, dont il surpasse de beaucoup l'etendue longitudinale. C'est pourquoi dans les coupes de la région vestibulaire qui ne montrent pas le ganglion de Deiters, on observe encore le foyer piriforme, lequel possède une longueur à peu près comparable à celle du noyau lamellaire du nerf cochléaire.

Le noyau piriforme reçoit par son pedicule ventral un puissant contingent nerveux constitué par des branches vestibulaires ascendantes, qui proviennent surtout de la portion dorsale du tronc vestibulaire en dedans du ganglion tangentiel. Arrivées au lobule terminal du noyau piriforme, elles fournissent un grand nombre de collatérales qui produissent entre les neurones un plexus très compliqué. Peut être, ces branches ascendantes se prolongent jusqu'au cervelet, après avoir fourni des collatérales au ganglion piriforme; néanmoins, dans nos préparations, cette continuation intracérébélleuse n'est pas bien évidente.

Quant aux axones nés dans les cellules du noyau piriforme, nous les avons reconnus et poursuivis; mais sans parvenir jamais à bien en déterminer l'issue. Quelques uns, cependant, nous ont semblé se diriger en

dehors, s'engageant dans le noyau-vestibulo cérébélleux, comme s'ils allaient à l'encontre du corps restiforme.

La région du pedicule est plus pauvre en éléments. D'ordinaire, ces derniers ont un volume plus grand, ainsi qu'une plus grande quantité de protoplasma. Leur axone, rélativement robuste, se dirige en dehors, traversant le foyer vestibulo-cérébélleux, et se portant vers le corps restiforme. Toutefois, dans nos coupes du bulbe des oiseaux nouveau-nés, on ne peut se reconnaître avec certitude si ces cylindres axes finissent pour s'incorporer à la dite voie cérébélleuse, ou si plutôt, après avoir décrit quelque retour, vont gagner la substance réticulaire pour y devenir longitudinaux.

Noyau quadrangulaire (fig. VII, *B*).—Au derrière du nerf vestibulaire et en dedans du corps restiforme, on remarque une zône allongée de substance grise à forme irrégulièrement parallélogrammique, laquelle, faute de désignation plus appropriée, appéllerons-nous *foyer quadrangulaire*. Ce noyau touche en dedans le *ganglion vestibulo cérébélleux*, et il se met en rapport par sa frontière dorsale, avec le bord externe du pedoncule cérébélleux supérieur. Une bonne portion de son territoire est traversée par le faisceau provenant du *noyau latéral supérieur* du cervelet (figure VII, *H*) et surtout par les axones transversaux et un peu ascendants nés dans le *foyer vestibulocérébélleux*.

Le ganglion quadrangulaire se compose de pléiades separées par des espaces libres parcourrus par des faisceaux nerveux dorso-ventraux. Leurs neurones offrent des formes et des dimensions fort variables. Ceux qui siégent près du côté ventral du ganglion (fig. VII, *b*), montrent une taille volumineuse, et même géante, ainsi qu'une disposition multipolaire; tandis que les éléments qui résident dans les territoires ganglionnaires postérieurs présentent moindre volume et une forme en fuseau ou triangulaire (fig. VII, *B*).

Toutes ces cellules nerveuses portent un cylindre-axe qui marche directement en dedans, traversant le *noyau vestibulo-cérébélléux* et le pedicule du foyer piriforme, pour aborder en fin la substance reticulaire du bulbe.

Le noyau quadrangulaire recoit un grand nombre de conducteurs nerveux. Cependant nous ne sommes pas en mesure de signaler, parmi toutes ces fibres exogènes, quelles sont les veritables axones afférents destinés à s'y ramifier. On y trouve néanmoins une certaine quantité de branches ascendantes vestibulaires; mais nous ne pouvons décider si elles émettent des collatérales terminées dans le ganglion quadrangulaire, ou si plutôt elles traversent tout simplement ce noyau pour se rendre en définitive au cervelet.

Ganglion vestibulo-cérébélleux.—Par allusion aux connexions terminales de ses axones, nous designons *noyau vestibulo-cérébélleux* un amas gris mal délimité qui siége en arrière du nerf vestibulaire, entre le noyau piriforme et le ganglion quadrangulaire (fig. VII, *C*). Cette masse grise intércalaire, est fort rétrecie dans le sens transversal et se prolonge depuis le contour externe du pedoncule cérébélleux supérieur jusqu' au nerf vestibulaire. A travers de ce ganglion passe, en direction oblique et changeant à chaque coupe de position (fig. VII, *H*), une voie ascendante constituée par de gros axones, laquelle trouve son origine dans le noyau latéral supérieur du cervelet.

Le noyau vestibulo-cérébélleux reçoit un important système de branches ascendantes vestibulaires. Comme l'on voit dans la fig. VII, ces conducteurs afférents forment un courant dorso-ventral plus latéral que celui destiné au noyau piriforme. Remarquons aussi qu'ils naissent de certaines fibres radiculaires très volumineuses, placées sur le côté ventral du nerf vestibulaire.

Ayant déjà parlé de cet important ganglion vestibulaire dans un autre travail (1), nous ne nous y arrêterons pas, renvoyant le lecteur à la description que nous en donnons là.

Noyau descendant.—Il n'est autre chose qu'une colonne de substance grise qui longe les branches descendantes du nerf vestibulaire, pénétrant dans leurs interstices et s'étendant, tout en disminuant progressivément, un peu au délà de l'entrecroisement du faisceau solitaire. Les neurones de cette masse grise se colorent difficilement par la méthode de l'argent réduit. En revanche, dans les préparations du procédé de Golgi on parvient facilement à reconnaître leurs axones, qui se porten en dedans et en avant pour gagner la substance réticulaire et y devenir longitudinaux.

Il y a des auteurs qui rattachent aussi au système vestibulaire le *noyau dorsal;* mais les résultats de nos recherches chez les oiseaux ne cadrent pas avec cette opinion. En effet, nous n'avons jamais réussi à constater la pénétration dans ce noyau de fibres issues du nerf vestibulaire. Du reste, ce noyau des oiseaux correspond entièrement, au point de vue de sa position et de sa structure, avec le ganglion homonyme des mammifères (fig. VII, *R*). Il reçoit, un grand nombre de fibres nerveuses minces venant de la substance réticulaire voisine; et ses neurones, triangulaires ou fusiformes à moyenne dimension, émettent un axone fin qui se porte en avant pour se perdre entre les paquets de conducteurs provenant des centres acoustiques et vestibulaires secondaires.

(1) *S. R. Cajal:* Los ganglios centrales del cerebelo de las aves. (En este mismo fascículo).

dé
de

u-

à
ie
al;
u-

o-

au
n-
on
H,
r-
i-
es
lu

u-

r-
D,
u-
ii-
o-
le

s-
a-
i-

à

l-

2

1
2
1
1
1
1
1
1

Explication de la planche.

utes les figures ont été dessinées d'après des préparations faites par le procédé gent réduit (fixation dans l'alcool à 96°, ou dans alcool ammoniacal). Étuve de rs (fixation alcoolico ammoniacal), à 7 jours, (fixation dans l'alcool pur).

g. 1. Coupe frontale de la région acoustique bulbaire d'un embryon du pou- e 6 jours.

faisceau acoustique croisé, placé en avant du noyau lamellaire; *B*, noyau à es cellules; *C*, noyau lamellaire encore très embryonnaire; *D*, grande voie tique dorsale naissant du noyau à grosses cellules; *E*, noyau du nerf facial; yau du nerf moteur oculaire externe : *a*, fibres descendantes du nerf vestibu- *b*, racine descendante du nerf trijumeau (portion sensitive).

. 2. Coupe frontale, un peu oblique de dehors en dedans, des glanglions co- es d'un moineau âgé de 15 jours.

tronc du nerf cochléaire; *B*, branche interne ou grosse de ce nerf; *C*, noyau al ou lobe supérieur du ganglion angulaire; *D*, portion principale du gan- ngulaire; *E*, axones qui semblent naître dans le noyau angulaire; *F*, portion du noyau lamellaire ou à petites cellules; *G*, noyau à grosses cellules; *H*, ux nerveux qui partent de ce dernier noyau et vont à la voie acoustique dor- branches antérieures du nerf cochléaire ramifiées dans le ganglion angulai- faisceaux allant au cervelet (portion profonde du corps restiforme); *L*, fibres cielles du corps restiforme; *a*, Cellules étoilées de la portion céphalique du à gros éléments; *b*, petit foyer de neurones volumineux.

— 3. Coupe frontale (un peu inclinée d'arrière en avant) des ganglions acou- d'un moineau âgé de 15 jours.

anglion à grosses cellules; *B*, noyau lamellaire; *C*, voie acoustique de 2e or- ant du noyau à grosses cellules du côté opposé (voie acoustique croisée); *D*, oustique homolatérale qui relie le noyau à grosses cellules à la face antérieu- oyer lamellaire; *E*, voie acoustique croisée (portion initiale); *F*, portion ini- corps trapézoïde. *a*. Branches collatérales nées du courant acoustique homo- ; *b*, branches collatérales qui ont leur origine dans le courant acoustique *c*, faisceau longitudinal postérieur.

— 4. Quelques cellules du noyau à gros neurones examinées à un fort gros- ent (Objec. 1,30 apochr. Zeiss, 2 mil.). Moineau âgé de 15 jours. Imprégna- s forte : *a*, axones; *b*, dendrites; *c*, fibres cochléaires afférentes qui se termi- u moyen d'un calice plus ou moins ramifié.

— 5. Cellules étoilées (fig. 2, *a*), prises dans la région céphalique du noyau à eurones : a. axone.

. 6. Détails des plexus terminaux dans le foyer lamellaire (Moineau de quel- ours).

PER LA RIGENERAZIONE DEI NEURONI

OSSERVAZIONI DEL

PROF. UMBERTO ROSSI

Che il metodo comparativo abbia a rendere nell' analisi delle forme e delle strutture cellulari ottimi servigi, non vi ha, credo, chi dubiti, nè' chi non divida l' opinione di Levi, tanto piu' dopo che egli cultore saggio e appassionato di una pianta così preziosa, ha di recente mostrato quali frutti sia in grado di dare, nelle mani di chi, come lui, sappia coltivarla.

Non bisogna disconoscere, però, come anche lo studio delle forme e delle strutture cellulari dopo l' azione di stimoli patologici di natura, intensita, durata differente, costituisca un mezzo altrettanto prezioso, che adoperato opportunamente e prudentemente puo' contribuire alla soluzione di problemi che interessano il morfologo e condurci talvolta anche piu' in la' di quello che il metodo comparativo non possa fare.

Se cio' vale in tesi generale, vale a maggior ragione per taluni argomenti come, ad esempio, quello che riguarda la struttura delle cellule nervose e piu' specialmente di quelle dei gangli cerebro-spinali e simpatici.

Da tempo io vado seguendo col maggiore interesse le risultanze delle molte osservazione di questi ultimi anni intorno alla tessitura del sistema nervoso centrale e periferico, le copiose, novissime particolarita'-messe in luce, le ipotesi sulla loro probabile significazione.

Ma piu' particolarmente hanno attratto la mia attenzione le ormai ben note e singolari forme atipiche di cellule gangliari, quali le fenestrate, le corrose, le cellule con appendici a clava terminale, i reticoli e plessi nervosi pericellulari.

Profittando del materiale di questo Manicomio provinciale, ho ricercato con quei mezzi che la tecnica ci indica oggi come piu' adatti, i gangli cerebro-spinali di individui affetti da diverse forme di malattie nervose. Mi sono studiato di condurre le ricerche *con la piu' rigorosa uniformita' di indirizzo e di tecnica*, preoccupandomi solo al momento dovuto dei fatti scoperti da osservatori precedenti. Ho allestito e studiato gia' un ma-

teriale assai abbondante, e spero di potere, quanto prima, pubblicare una parte dei miei studî, quella che ai paralitici si riferisce.

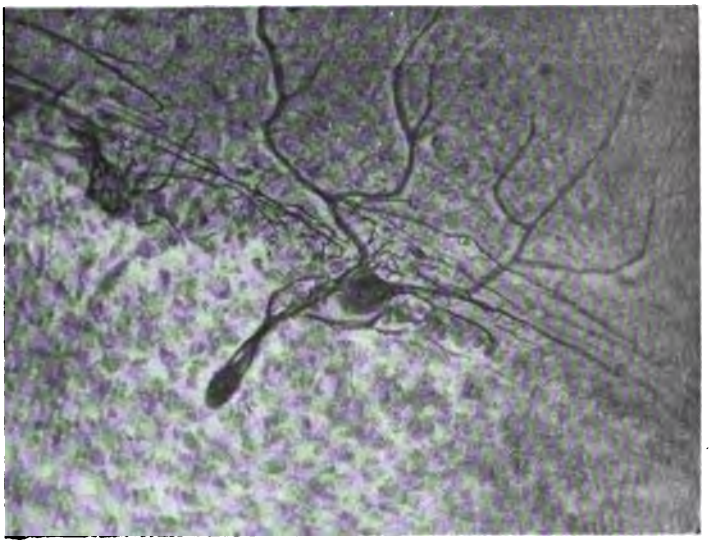


Figura 1.

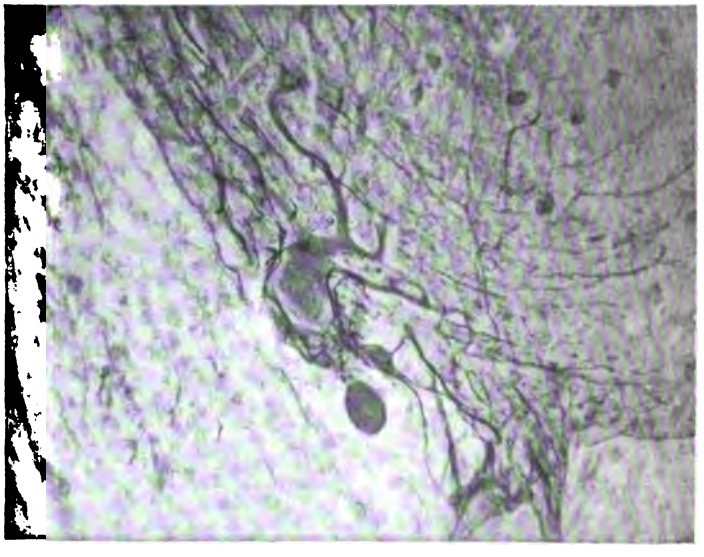


Figura 2.

In questa nota intanto io illustro alcune particolarita' che ho potuto mettere in evidenza in un cervelletto umano, appartenente ad individuo

alcoolizzato e sifilitico, avente tutti i caratteri esteriori della sclerosi cebellare. Il caso verra', a suo tempo, dal lato clinico, minutamente riferito ed ampiamente discusso da me e da un mio collega anche in rapporto ad un argomento del più grande interesse, quale e'quello che riguarda le vie cerebello-cerebrali intorno alle quali tuttora molto si dice e si discute.

L'organo fu trattato secondo la formula 2 di Cajal : i preparati vennero allestiti a norma delle indicazioni, a tutti ben note, date da questo Autore. Le sezioni, in serie, feci di vario spessore : da un minimo di 6 μ. ad un massimo di μ. 20 o 25.

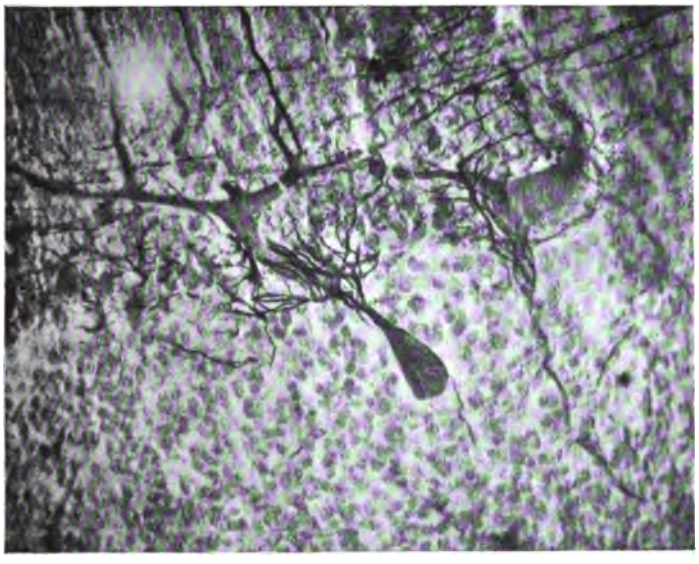


Figura 8.

Le particolarita' riguardano principalmente le cellule di Purkinje. Come si sa, questi elementi hanno grosse e abbondanti diramazioni dendritiche e un prolungamento nervoso che emette collaterali ricorrenti scoperte da Golgi le quali raggiungono la zona inferiore dello strato molecolare ove danno luogo ad espansioni terminali. Per molto tempo fu ignota la maniera e il dove precisamente terminassero dette espansioni. Spetta a Cajal il merito di averlo determinato. Infatti egli, anche nell' uomo, pote' dimostrare come i ramuscoli terminali delle collaterali ricorrenti finiscano con un piccolo anello neuro-fibrillare che si applica alla superficie delle radici dei dendriti. Veniva cosi ad essere confermata l' ipotesi, gia' da Cajal emessa, che queste collaterali ricorrenti avessero lo

scopo di associare in un insieme dinamico i neuroni congeneri di uno stesso territorio di sostanza grigia.

Nel cervelletto da me studiato, a parte altre modificazioni, la cui illustrazione trovera' posto altrove, le cellule di Purkinje appariscono diminuite di numero. Delle restanti alcune hanno apparenze normali: le altre, che possiamo dividere in due gruppi, presentano i particolori che vado a descrivere brevemente. Un gruppo e' caratterizzato dal fatto che non si riscontra piu' traccia del prolungamento nervoso il quale e' sostituito da

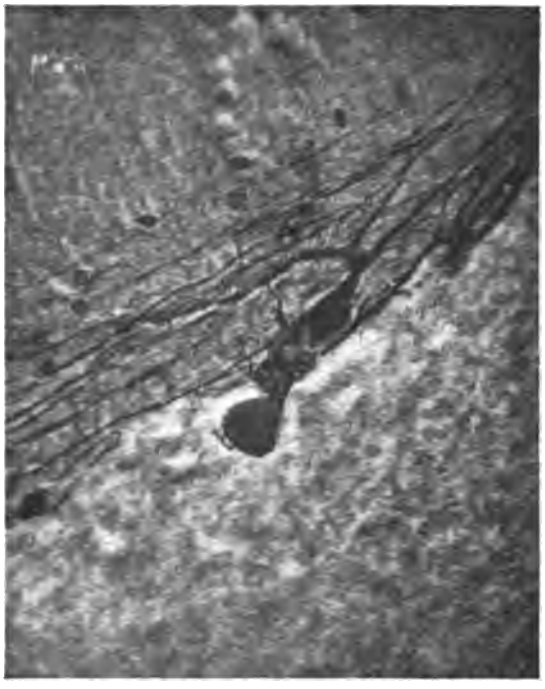


Figura 4.

una massa, ora perfettamente sferica, ora rotondeggiante od ovale, per lo piu semplice, qualche rara volta duplice, di varia dimensione, a contorni regolari, a struttura talvolta omogenea, tal' altra non molto evidentemente fibrillare, situata nello strato dei granuli ad una maggiore o minore distanza dal corpo della cellula di Purkinje ed in connessione con questa per mezzo di un filamento piu' o meno evidente a seconda che e' piu' o meno fitto l' intreccio che si constituisce attorno alle cellule di Purkinje per opera delle collaterali discendenti emanate dagli assoni delle piccole cellule stellate dello strato molecolare, intreccio che estendendosi oltre il corpo della cellula di Purkinje, si approfonda nello strato dei

granuli a stabilire altra connessione di contatto con le formazioni che ho sopra descritto e che indico col nome di «Bolle» (fig. 1 a 7). Tali «bolle», come e' dimostrato dalla fig. 8, molto raramente si trovano anche la' dove al disopra di esse non e' dato rilevare traccia di cellula del Purkinje. Noto inoltre che in non poche cellule di questo gruppo si notano segni di alterazione, rappresentati da impicciolimento del corpo cellulare, con diminuzione delle arborizzazioni dendritiche.

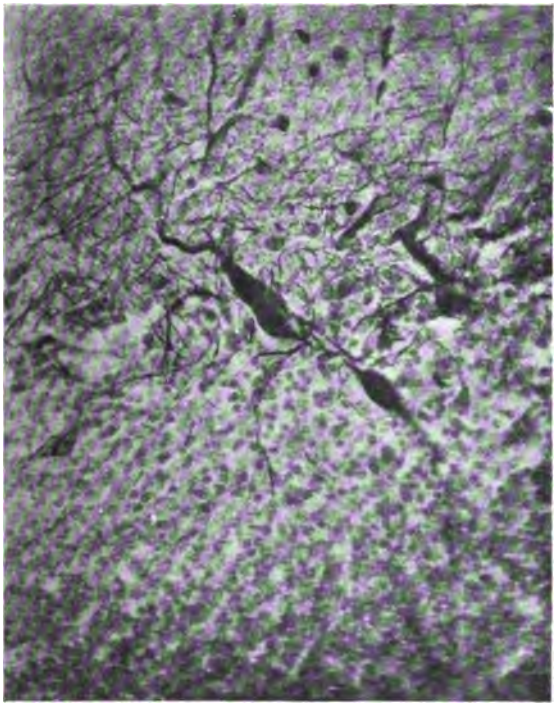


Figura 5.

In un altro gruppo di cellule di Purkinje (fig. 9 e 10) oltre la «bolla» coi caratteri sopra descritti, si vedono appendici che nascono dalla bolla. Queste appendici sono, in parte, rappresentate da un filamento, ora piu' grosso, ora piu' sottile, ora cilindrico, ora nastriforme, apparentemente omogeneo, che si origina nel punto opposto a quello ove nasce l' altro filamento di connessione tra bolla e corpo della cellula di Purkinje e giunge mantenendosi alcune volte semplice e conservando la propria individualità, a poca distanza dalla bolla restando sempre nello strato dei granuli.

Altre volte invece questo filamento dopo un breve tratto dalla sua ori-

gine dalla bolla, si ripiega, forma un' ansa, e mantenendo sempre la propria individualità, sale verso lo strato molecolare, raggiunto il quale si ramifica intrecciando le sottili diramazioni della proria espansione con la fibre che ivi si trovano a decorrere (fig. 11 a 13). Non posso dire come abbiano a terminare i ramoscelli della espansione e con quali elementi o loro parti essi vadano ad assumere rapporto di contatto.

In altre cellule di questo gruppo, il filamento o prolungamento è duplice; ma nella sua struttura, nel suo decorso e nella sua terminazione ha i

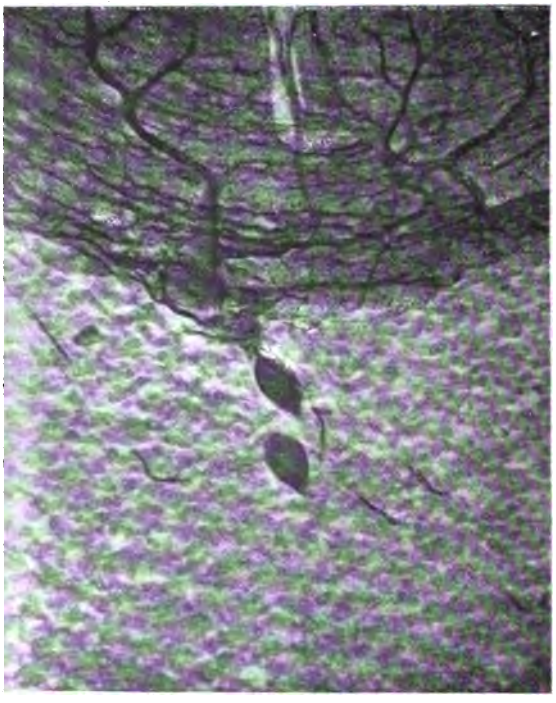


Figura 6.

caratteri indicati (fig. 14). Uno di questi prolungamenti è capace, alla sua volta, di biforcarsi (fig. 15). In altre cellule ho veduto il prolungamento portarsi verso una bolla vicina, appartenente ad altra cellula, e su quella esaurirsi con una espansione terminale (fig. 16). In altri casi, in fine, ho veduto l' unico prolungamento portarsi a distanza anche considerevole (fig. 17).

Questi reperti mi sono apparsi, anche perchè ottenuti nel cervelletto umano e malato, assai interessanti. Qualche cosa di simile, in cervelletti di paralitici, ha veduto, non è molto, Sciuti. Sembra però che l' A. non

abbia rilevato l'importanza che il fatto aveva. Dubbioso infatti sulla

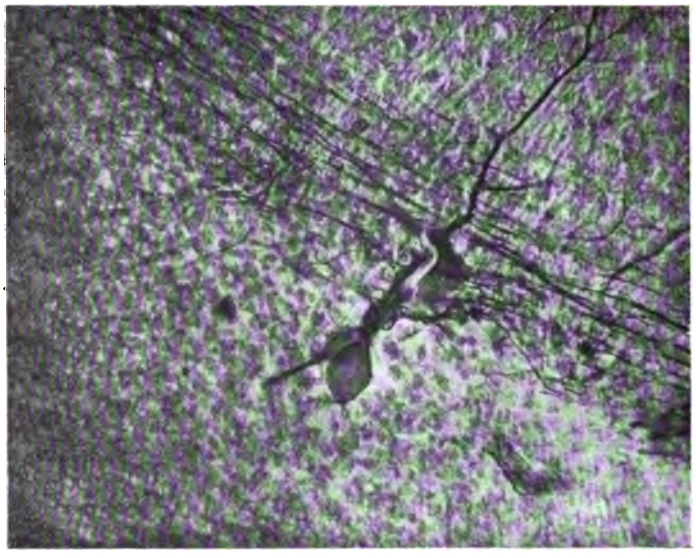


Figura 7.

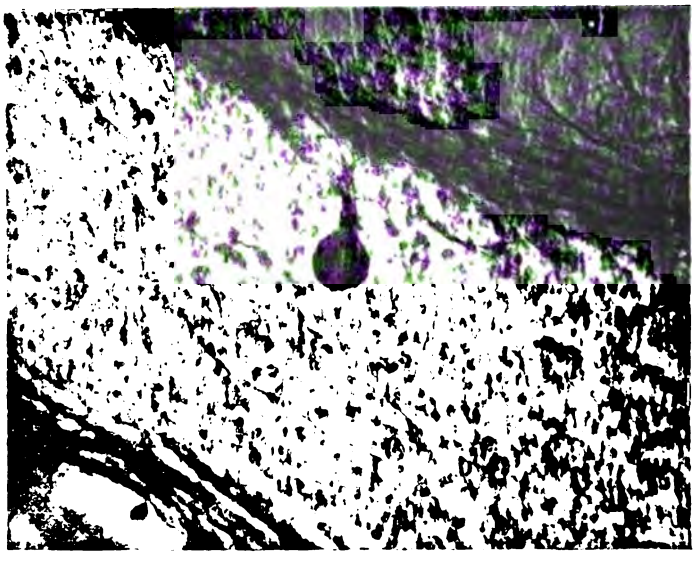


Figura 8.

origine delle formazioni da lui descritte, se cioè dalla cellula di Purkinje o dalle fibre del canestro pericellulare, non dá alcuna interpretazione del

fatto stesso. Altri, che io mi sappia, ha osservato uguali particolarità nel sistema nervoso umano sano o malato.

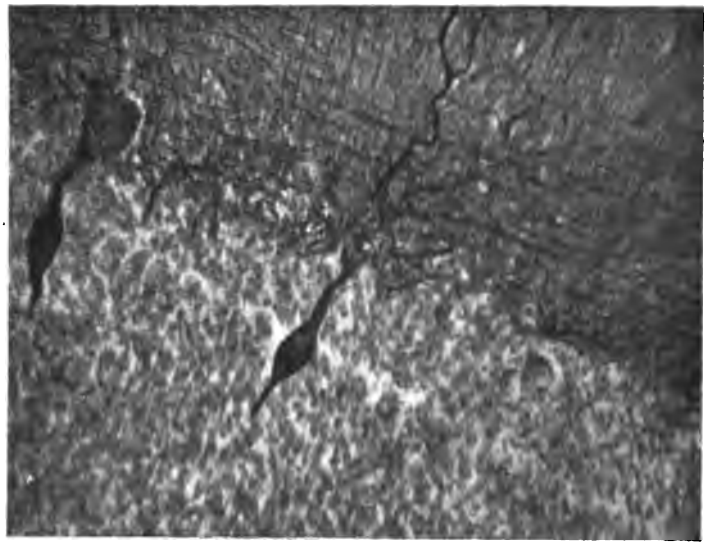


Figura 9.

Figura 10.

Tornando al caso mio—una domanda che mi sentirei disposto a rivolgermi è questa:—potrebbero le bolle da me descritte emananti dalle cel-

lule di Purkinje, ritenersi equivalenti alle formazioni congeneri che sono state vedute nelle cellule dei gangli cerebro-spinali? Sarebbe certo prematuro rispondere ora in modo affermativo o meno. Collegando peró i fatti descritti a quanto io ho potuto vedere su abbondante materiale patologico di gangli cerebro-spinali, mi sentirei propenso ad ammettere tale equivalenza, la quale, naturalmente, mi condurrebbe a considerare come piú vicina al vero l'ipotesi ingegnosa della rigenerazione collaterale avanzata da Nageotte, alla quale Cajal consacró le maggiori simpatíe. Ma non intendo per adesso pronunziarmi in proposito: amo restare nei limiti

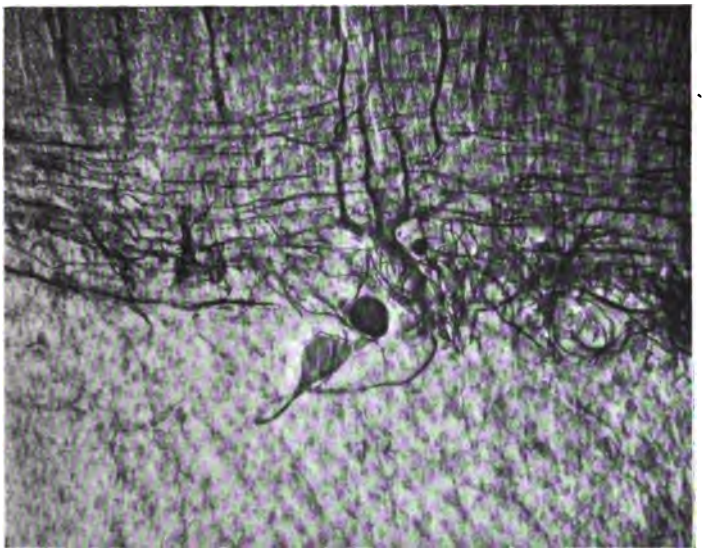


Figura 11.

che l'attuale osservazione mi concede, assegnare piú ristretti confini alle mie considerazioni e lasciare per il momento da parte una questione non meno importante che dibattuta e spinosa.

E noto come prima di ogni altro Cajal del tutto recentemente e con l'intendimento di risolvere una fra le piú importanti questioni che oggi si agitano, — la rigenerazion dei neuroni, — abbia istituito esperimenti, in giovani animali, producendo lesioni cerebrali e cerebellari, in seguito alle quali, ad una certa distanza dallo sperimento, poté vedere che, sia nelle cellule di Purkinje, come nelle cellule piramidali, il tratto del cilindrasse ancora connesso alla cellula presentava una retrazione piú o meno marcata in direzione del corpo cellulare, terminando con una formazione a guisa di bolla che l'A. chiamó «Bolla di retrazione». Cajal non poté vedere modificazioni ulteriori e dire quindi quale fosse il destino di questa

bolla di retrazione. Tuttavia con quel fine e pronto intuito che gli deriva dal suo geniale intelletto, pensó che essa potesse almeno in animali giovani, e in certi casi, divenire un «bottone di accrescimento» paragonabile a quello del moncone centrale dei nervi periferici. In seguito Sala (G.), ripetendo identici esperimenti nel cervello di numerosi animali (cani, gatti, conigli), poté osservare, 46 ore dopo la lesione, in alcune cellule piramidali, situate in vicinanza del punto in cui era caduto il taglio, che il cilindrasse nel suo primo tratto, offriva un rigonfiamiento a guisa

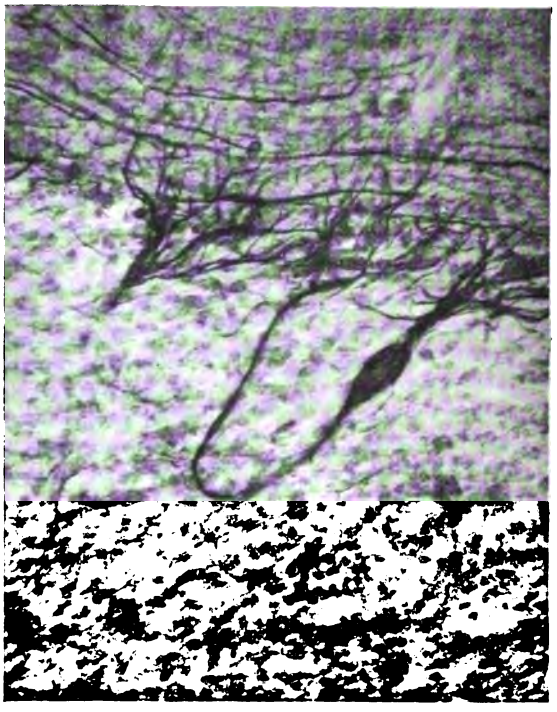


Figura 12.

di clava, intensamente colorato e a struttura finamente fibrillare: mentre la porzione situata inferiormente e in immediata vicinanza della ferita, aveva aspetto omogeneo nastriforme. L'A., di fronte a tale reperto, si é domandato:—Saremmo qui dinnanzi all'inizio di un processo rigenerativo? L'ingrossamento claviforme del cilindrasse diventerá un bottone di accrescimento dal quale scaturiranno nuove fibrille? La porzione chiara del cilindrasse sará destinata a cadere in degenerazione?

Da ció che ho riassunto emerge chiaro quale stretta parentela esista tra i miei e i reperti di Cajal e come le particolaritá da me messe in luce

confermino e li completino e dieno la prova piú evidente di ció che

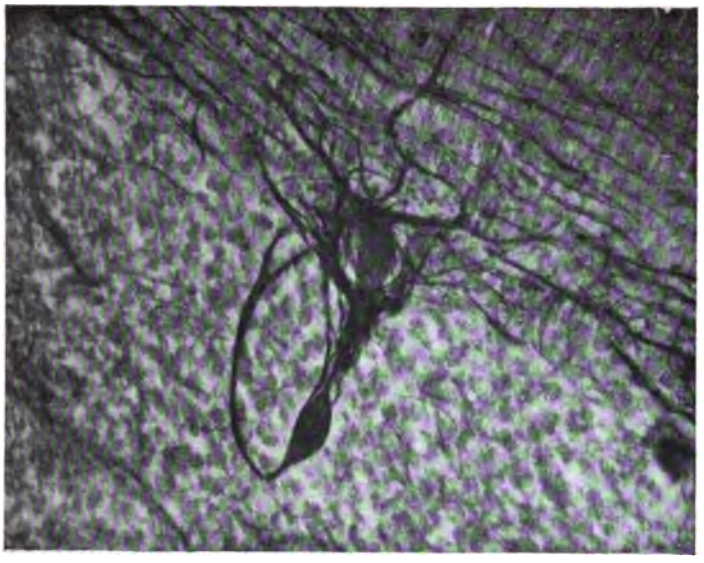


Figura 13.

Figura 14.

al stesso ebbe, in seguito ai suoi esperimenti, a ritenere come possi-
e. A parte lo indagare e lo stabilire quale possa essere stato lo stimolo

nel caso nostro e come abbia agito in modo da condurre alla distruzione di una parte dei neuroni cerebellari e ledere in altri la continuitá, stá in fatto che i miei reperti confermano nell'uomo, quanto sperimentalmente era stato veduto negli animali per ció che si riferisce a quelle formazioni che io pure ho denominato «bolle» e che ora posso con Cajal indicare col nome di «bolle di retrazione». Completano inoltre i resultati delle ricerche sperimentali sugli animali, in quanto effettivamente queste «bolle di retrazione» divengono «bottoni di accrescimento» dai quali emanano appendici o prolungamenti che hanno il compito di ristabilire

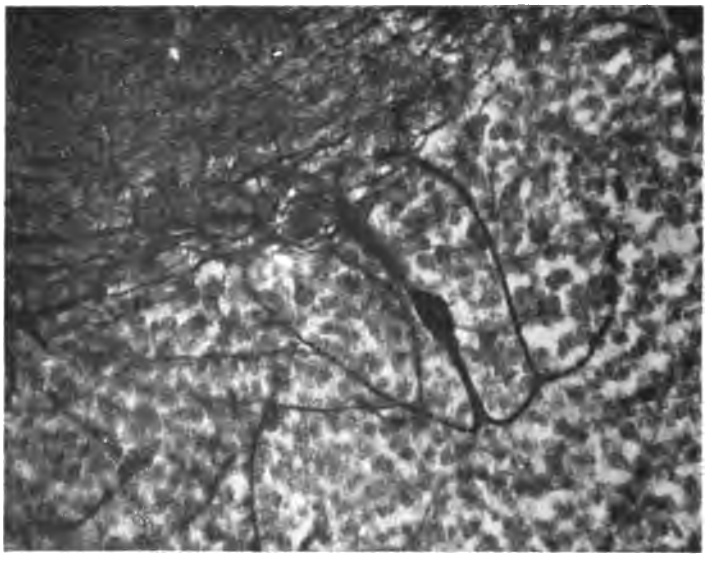


Figura 15.

una buona parte almeno delle vie che andavano, con la lesione del neurone, perdute. Dico una buona parte delle vie e non tutte, poiché effettivamente appariscono ristabilite solo quelle che normalmente vengono tracciate e disimpegnate dalle collaterali iniziali ricorrenti : e come tali io, credo di interpretare le propaggini che si vedono originare, semplici ó duplíci, dalle bolle : manca la via che in condizioni normali é segnata dal tronco principale del cilindrasse. E veramente singolare questo fatto come ebbe pure lo stesso Cajal a ritenere allorché vide le mie microfotografíe : singolare in quanto, ragionando *a priori*, avrebbe prima dovuto rigenerarsi il neurite e poi le collaterali. Non é cosa facile dare una spiegazione che possa pienamente soddisfare : non puó certo stabilirsi con certezza la ragione per la quale nella rigenerazione del neurone abbia ad

invertirsi l' ordine che si osserva nella sua genesi. In ogni modo il fatto, si presta ad alcune interpretazioni. Cosí puó darsi che il neurone non abbia mai la capacitá, specie se gli stimoli che ne alterarono la integritá sono di una certa natura, intensitá e durata, di rigenerarsi completamente, e allora, trascurando altre, sua prima cura sará di mirare a ristabilire quelle vie che costituiscono la parte principale della funzione dell'organo, o della zona alla quale appartengono e consacrerá por conseguenza tutta l' energía di cui dispone al ristabilimento di queste vie. Po-

Figura 16.

trebbe altrimenti pensarsi che il neurone avesse la capacitá di rigenerarsi in alcune sue parti prima di altre e cosí, trattandosi del neurite di cellule dl Purkinje, intendere a regenerare quel tratto di esso che é necesario per fornire le collaterali iniziali e provvedere poi, ripristinate queste parti e queste vie, al rimanente. Se devo dire il vero a me sembra piú probabile la prima ipotesi. Penso infatti che la rigenerazione completa del neurone, almeno dopo certi stimoli patologici, intensi e prolungati, sia impossibile : che se fosse diversamente, noi vedremmo, dopo un tempo piú o meno lungo, ripristinata nella sua totalitá la funzione semplice

o complessa di un organo nervoso o di una sua parte : il che nell'uomo almeno, non sembra possa verificarsi.

Sia comunque, ció non toglie nulla all'alto valore che devesi ai fatti da me descritti attribuire. Essi dimostrano chiaramente come, in determinate circostanze, le cellule nervose dieno luogo alla produzione di «bolle di retrazione» le quali sono alla lor volta capaci di trasformarsi in «bottoni di accrescimento» dai quali originansi nuove branche nervose.

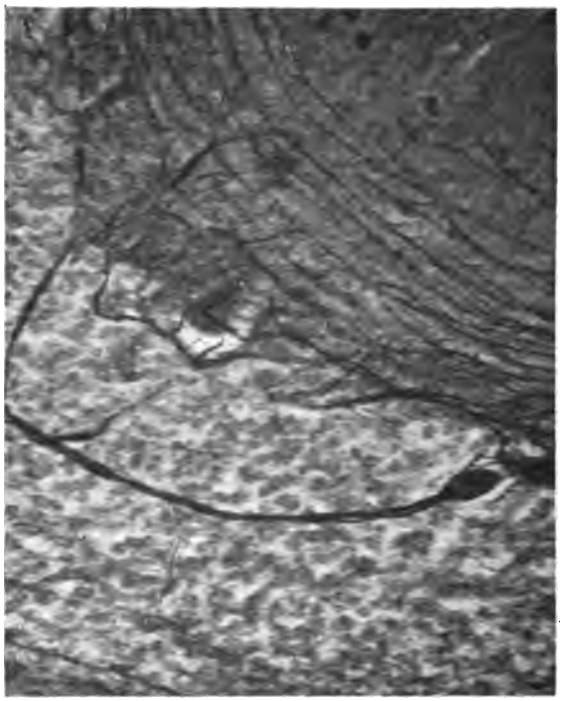


Figura 17.

In questo processo, mi valgo delle stesse parole dell' Istologo spagnuolo, non obbediscono ad uno stimolo irritativo senza finalitá, ma ristabiliscono vie conduttrici degenerate o gravemente compromesse in seguito a fatica funzionale o ad azioni tossiche.

I miei reperti poi, oltre contribuire alla soluzione del problema che riguarda la rigenerazione del neurone, reppresentano la piú chiara dimostrazione dell'autonomia rigeneratrice del neurone stesso e della sua capacitá a produrre per semplice «bourgeonnement» e senza il concorso di altri elementi cellulari, nuove fibre nervose. Nessun segno infatti mi fu

dato rilevare dal piú attento esame dei preparati, il quale mi indicasse che elementi della stessa o di diversa natura avessero concorso alla produzione delle descritte particolaritá.

LETTERATURA

LEVI G. — Di alcuni problemi riguardanti la struttura del sistema nervoso. — (*Archivio di Fisiologia*, vol. IV, fasc. 4, 1907).

— I gangli cerebro-spinali. Studi di Istologia comparata e di istogenesi. — (*Archivio ital. di Anatom. e di Embriol.*, supplem. al vol. VI, 1908).

— Intorno alla cosi detta rigenerazione collaterale dei neuroni radicolari. — (*Monitore zoolog. ital.*, anno XVIII, n.° 4, 1907).

NAGEOTTE J. — Note sur la régénération amiélinique des racines posterieures dans les tabes et sur les massues d'accroissement qui terminent les fibres néoformées. — (*Comptes rend. de la Soc. du Biol.*, t. LX, 1906).

— Régénération collaterale des fibres nerveuses terminées par des massues de croissance, &, &. — (*Nouvelle Iconographie de la Salpétrière*, n.° 3, 1906).

— Variations du neurone sensitif périférique dans un cas d'amputation de la partie sup. de la cuisse. — (*Comptes rend. de la Soc. du Biol.*, t. LXIII, 1907).

— Étude sur la greffe des ganglions rachidiens, &, &. — (*Anatomisch. Anzeiger*, Bd. 31, 1907).

— Sur la greffe des ganglions rachidiens, &, varie comunicazioni. — (*C. R. Societé Biol.*, t. LXII-LXIII).

RAMÓN Y CAJAL S. — Quelque formule de fixation destinées á la methode au nitrate d'argent. — (*Trav. du Labor. des Recherches biologiques*, &, t. V, 1907).

— Structure et connessions des neurones. — (*Arch. di Fisiologia*, vol. V, fasc. 1, 1907).

— Note sur la dégénéréscence traumatique des fibres nerveuses du Cervelet et du Cerveau. — (*Trav. du Labor. des Rech. biolog.*, t. V, fasc. 3, 1907).

SALA G. — Sui fatti che si svolgono in seguito alle ferite asettiche del cervello. — (*Bollett. d. Soc. Med. Chir. di Pavia*, anno XXII, n.° 1, 1908).

SCIUTI M. — Le fine alterazioni degli elementi nervosi nella paralisi progressiva. — (*Anali di Neurologia*, anno XXV, fasc. 3-6, 1907).

Le microfotografie vennero eseguite con Microscopio Zeiss, Ob. D D, e E. — Oc. I e 2. Venne adoperata una camera verticale Reichert. Tanto le negative come i preparati sono a disposizione di coloro che intendessero prenderne visione.

EXCHANGE
APR 25 1913

TRABAJOS

DEL

LABORATORIO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

DE LA UNIVERSIDAD DE MADRID

(CONTINUACION DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA»)

PUBLICADOS POR

S. RAMÓN CAJAL

Profesor en la Facultad de Medicina de Madrid.

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

TOMO VII

(XII DE LA «REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA»)

MADRID
IMPRENTA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA
Garcilaso, 6, y Carretas, 8

1909

ÍNDICE DEL TOMO VII

Págs.

F. Tello: Contribución al conocimiento del encéfalo de los teleósteos. — I. Los núcleos bulbares (con 11 grabados)..... 1

D. Sánchez: El sistema nervioso de los hirudíneos (con 51 grabados y 7 láminas)..... 31

N. Achúcarro: Sur certaines lésions en forme de plaques siégeant à l'épendyme des ventricules latéraux (avec 9 gravures)..... 189

N. Achúcarro: Cellules allongées et Stäbchenzellen, cellules névrogliques et cellules granulo-adipeuses à la corne d'Ammon du lapin (avec 10 gravures)..... 201

S. R. Cajal: Nota sobre la estructura de la retina de la mosca (M. vomitoria L.) (con 12 grabados)..... 217

S. R. Cajal: Contribución al estudio de los ganglios de la substancia reticular del bulbo, con algunos detalles concernientes á los focos motores y vías reflejas bulbares y mesocefálicas (con 11 grabados)..... 259

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DEL ENCÉFALO DE LOS TELEÓSTEOS

LOS NÚCLEOS BULBARES

POR

F. TELLO

Auxiliar de Histología en la Facultad de Medicina de Madrid.

Durante muchos años, las dificultades del método de Golgi en los peces han hecho que su estudio, casi exclusivo por el método de Weigert, estableciendo las vías que enlazan unos núcleos con otros, dejara en completa obscuridad su origen y terminación y las vías ameduladas. Los métodos recientemente adquiridos, permitirán probablemente ir rellenando estas lagunas, sobre todo si se tiene en cuenta la precocidad con que pueden teñirse ciertas vías, asociándolos de este modo el método embrionario, que tan excelentes resultados ha dado siempre en el estudio del sistema nervioso en general.

La aplicación del nitrato de plata, según el método de nuestro maestro, á su estudio, iniciada por Goldstein (1) y Kappers (2), nos ha permitido obtener algunos hechos nuevos y confirmar muchos conocidos, que vamos á exponer brevemente.

Hemos trabajado en truchas (*Salmo trutta*) en los primeros catorce días del desarrollo, cuando ya se han desenvuelto muy bien las fibras somático-motoras y sensitivas del sistema lateral (vestibular, laterales y correspondientes del vago), lo están á medias las víscero-motoras y se está iniciando el de las víscero-sensitivas. Claro es, que en estas apreciaciones nos referimos al aspecto que presentan con el nitrato de plata, gruesas y negras las primeras, delgadas y negras las segundas y de color rojo, apenas perceptibles, las últimas. Lo descrito se encuentra ya en las tru-

(1) *Goldstein:* Untersuchungen über den Bau des Vorderhirns und Zwischenhirns einiger Knochenfische nebst Bemerkungen über Mittelhirn und Kleinhirn derselben. *Arch. f. Mik. Anat.* Bd. 66, 1905.

(2) *A. Kappers:* The Structur of the Teleostean and Selachian Brain. *The Journal of Comp. Neurol. a. Psych.* Vol. XVI, 1906.

chas que acaban de salir del huevo, y dura todavía cuando empieza á desaparecer la bolsa vitelina.

El *Leuciscus rutilus* ha sido examinado en ejemplares de 2 centímetros con los nervios completamente desarrollados, pero en los que las vías secundarias, por no haber alcanzado la complejidad del estado adulto, permitían ser aisladas y perseguidas en su marcha por los centros nerviosos. También hemos estudiado algunos ejemplares de *Ciprinus carpio*, de 3 centímetros, mas en éstos el desarrollo era tan completo, que apenas permitía otra cosa que confirmar lo hecho hasta ahora con el método de Weigert.

NÚCLEOS DE ORIGEN Y TERMINACIÓN DE LOS NERVIOS BULBARES

Hipogloso.—El hipogloso ha sido preferentemente explorado por nosotros en la *trucha*. Toma su origen en un conglomerado celular colocado por fuera del fascículo longitudinal posterior, en plena formación reticular (fig. 1), y como en estos primeros tiempos del desarrollo, el núcleo del hipogloso está bastante desenvuelto, en tanto que las vías secundarias de la substancia blanca se enriquecen muy posteriormente, llega desde la gruesa formación gris peri-ependimal, hasta casi la misma pared anterior del bulbo. Las células constituyen dos núcleos claramente visibles: uno dorsal (fig. 1, A), confina con la substancia gris peri-ependimal, de células grandes con abundantes neurofibrillas gruesas y negras, provistas de varias expansiones protoplásmicas, dirigidas unas á varios puntos de la formación reticular y otras hacia el fascículo longitudinal posterior, donde se conexionan con las ramitas de la colosal fibra de Mauthner. Los axones se dirigen primero hacia adentro, y por debajo del fascículo longitudinal posterior se doblan, marchando ventralmente hasta ingresar en el nervio. El otro grupo celular (fig. 1, B), situado por delante del precedente, está formado por células más pequeñas, de neurofibrillas más finas y débilmente impregnadas; sus dendritas divergen en todos los sentidos, y los axones se dirigen hacia adentro para incorporarse á la corriente del núcleo dorsal.

Vago.—El vago presenta un grueso ganglio en la región lateral del cuello, por debajo de la cabeza, en la misma posición que en los demás vertebrados (fig. 2, F). En la época en que nosotros hemos examinado la *trucha*, la porción sensitiva toma débilmente aún la impregnación argéntica, en tanto que las fibras de la porción motriz se tiñen de un color bastante obscuro, pudiéndose perseguir fácilmente por esta razón las dos raíces. Las células están poco desarrolladas, excepción hecha de dos agru-

paciones celulares muy claras, una en la porción más inferior, detrás de la entrada del vago, y otra en la porción más anterior.

Dentro del cráneo, adosado á la cara lateral del bulbo, en torno del trayecto intracraneal del nervio X (fig. 2, *d*), existe otro pequeño ganglio formado por células voluminosas, muy bien desarrolladas, que contrastan por su tamaño y color negro intenso de las constitutivas del gran ganglio extracraneal; son bipolares y exhiben un evidente retículo. Las

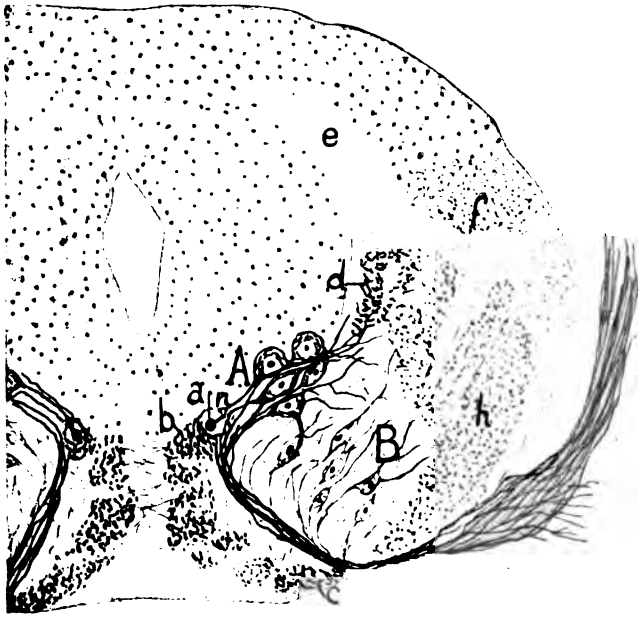


Fig. 1. — Corte transversal del bulbo de trucha de pocos días al nivel del núcleo del hipogloso. — A, Núcleo dorsal del hipogloso; B, Idem ventral; *a*, Fibra de Mauthner; *b*, Fascículo longitudinal posterior; *c*, Vía acústica descendente ventral contralateral; *d*, Idem dorsal homolateral; *e*, Comienzo del núcleo del vago; *h*, Macizo formado por las fibras tecto-bulbares verticales cruzadas y directas y las cerebelo-espinales; *n*, Grupo de ramas protoplásmicas, que procedentes de las células del hipogloso, van á ponerse en relacion con la fibra de Mauthner.

expansiones se tiñen intensamente también, y por su grosor se distinguen dentro del nervio con toda claridad aun de las motoras. Esto nos ha permitido seguirlas hacia la periferia y hacia el centro, viendo que se unen al nervio lateral inferior en su trayecto extracraneal (fig. 2, *c*), en tanto que en dirección central continúan unidas á las fibras del neumogástrico hasta penetrar en el bulbo, donde se separan (fig. 3, *i*) para marchar hacia adelante y terminarse probablemente en el tubérculo acústico-lateral. De modo que, á nuestro modo de ver, se trata de un pequeño ganglio del sistema lateral, colocado en el trayecto intracraneal del ner-

vio X, tanto por las relaciones que acabamos de describir, cuanto por la semejanza de tamaño, evolución é impregnación de sus células y fibras, con todas las demás del sistema acústico-lateral.

Según se acercan al bulbo, divergen las fibras del nervio vago á modo de abanico, para ingresar, formando varios grupos bastante separados los unos de los otros, en todo el largo núcleo terminal (fig. 5, *c*). En la

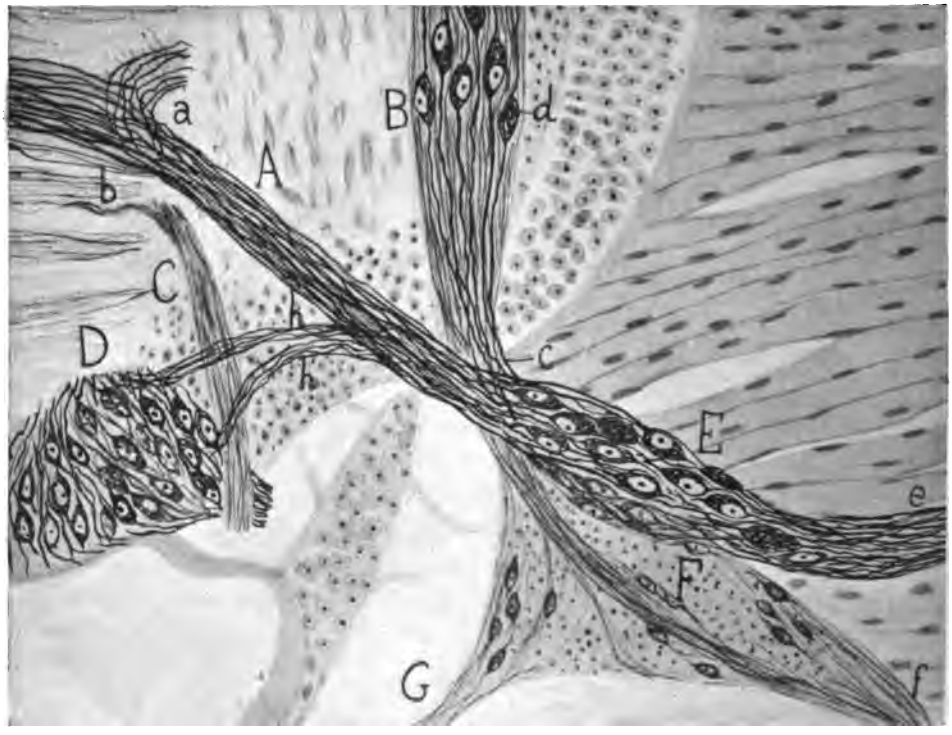


Fig. 2. — Corte longitudinal por la porción más externa del bulbo de trucha de pocos días. — A, Nervio lateral posterior; B, Idem vago; C, Idem glosofaríngeo; D, Ganglio del acústico; E, Idem del lateral posterior; G, Porción del vago que se dirige hacia adelante; *a*, Bifurcación del lateral posterior; *b*, Fibras motrices que, procedentes del núcleo motor del facial, ingresan en el glosofaríngeo; *c*, Fibras que, procedentes del lateral posterior, penetran con el vago; *d*, Ganglio de estas fibras en el trayecto intracraneal del vago; *e*, Porción periférica del lateral posterior; *f*, Idem del vago; *h*, Fibras que desde el lateral posterior se dirigen al acústico.

trucha hemos contado hasta nueve y diez manojos, algunos de los cuales, al aproximarse al foco, todavía se fragmentan mucho más, y todos ellos muestran dos grupos de fibras, uno interno, el motor, y otro externo, sensitivo, de color rojizo. En los grupos anteriores se ven algunas fibras muy gruesas, que corresponden al ganglio lateral intracraneal descrito.

Examinando el comportamiento de las fibras de cada uno de estos grupos, en cortes transversales, vénse llegar á la porción superior de la cara lateral del bulbo tres clases de fibras: unas finísimas, de color rojizo, que forman la mayor parte; otras medianas, negras, numerosas aún y colocadas á la parte interna de las anteriores, y algunas, muy gruesas, alrede-

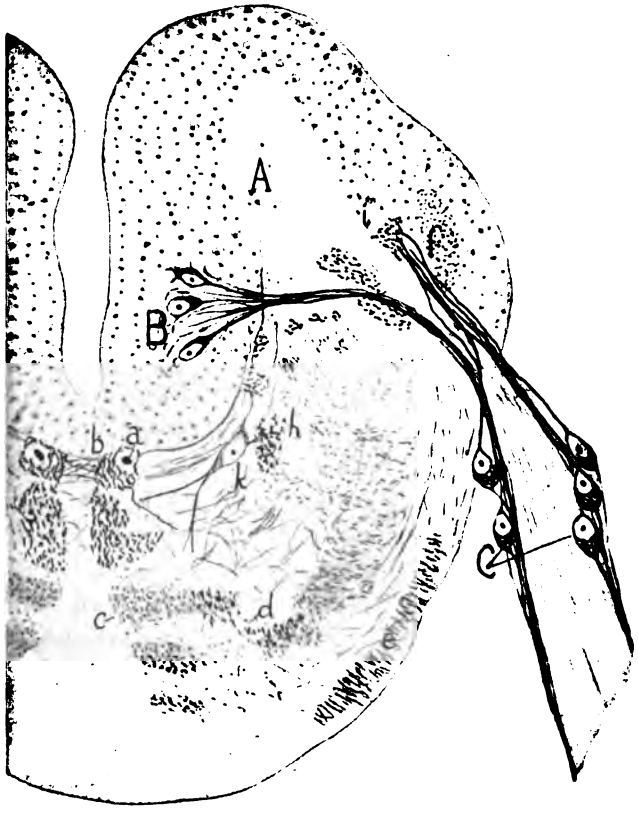


Fig. 3. — Sección transversal del bulbo de trucha al nivel del origen del neumogástrico. — A, Núcleo sensitivo del vago; B, Idem motor; C, Ganglio intracraneal; *a*, Fibra de Mauthner; *b*, Fascículo longitudinal posterior; *c*, Fibras tecto-espinales dorsales; *d*, Fibras acústicas descendentes ventrales homolaterales; *e*, Idem tecto-espinales; *f*, Idem finas descendentes del tubérculo acústico; *h*, Acústicas dorsales homolaterales; *i*, Fibras laterales que llegan con el vago.

dor de los otros dos grupos (fig. 3); las primeras son las sensitivas, las segundas las motoras y las últimas proceden del nervio lateral por intermedio del ganglio intracraneal (fig. 3, C). Ya dentro del bulbo, los tres grupos se separan rápidamente, dirigiéndose á sus núcleos respectivos; el sensitivo va sin cambiar de rumbo hacia adentro y arriba, hasta su núcleo terminal, todavía muy poco desarrollado (fig. 3, A); el motor des-

eribe un arco de concavidad inferior en busca de sus células de origen, colocadas por fuera del ventrículo y debajo del núcleo sensitivo; el del nervio lateral se sitúa por encima de la entrada de los otros dos, en el punto en que aparecerá en seguida el tubérculo acústico lateral, para lo cual las fibras colocadas á la parte interna tienen que hacer un giro en torno del nervio y allí se doblan, dirigiéndose hacia adelante. Al llegar á dicho punto, algunas de estas fibras se bifurcan en dos ó más ramas, que parecen seguir la misma suerte. Las fibras del vago pertenecientes al sistema lateral, han sido vistas por Wallenberg (1), con el método de Marchi, pero las junta á su entrada en el bulbo en la porción medio-ventral de la raíz espinal del trigémino, mientras que en nuestras preparaciones se presentan por detrás de ésta, separadas de ella por la misma raíz del vago.

El núcleo sensitivo forma en la trucha una columna extendida desde la médula hasta cerca de las crestas cerebelosas. En los cortes transversales aparece en la parte más alta de la región dorsal (fig. 3, A), con una porción rojiza con alguna célula estrellada y unos cuantos estratos periféricos de células indiferenciadas ó poco evolucionadas en la superficie.

El núcleo motor, de idéntica extensión longitudinal, se asemeja por su situación (fig. 3, B) más al núcleo dorsal del vago de los mamíferos que al núcleo ambiguo. En esta época, sus células, aunque ya estrelladas, muestran con frecuencia formas en pera todavía, con el axon dirigido á la raíz motriz y expansiones protoplásmicas que se inician.

En el *leuciscus*, ambos núcleos, sensitivo y motor, conservan la misma disposición; sin embargo, más adelantado en su desarrollo, presenta ya un robusto núcleo motor, cuyas células estrelladas aparecen envueltas en un plexo complejo de fibras intensamente negras que llegan al núcleo en gruesos manojos, desde la región de las fibras tecto-bulbares, por dentro del «secondary vago-trigeminus tract» de Mayser, en su mayor parte. Otras llegan desde el fascículo longitudinal posterior, con las fibras arqueadas dorsales, unas directas y otras cruzadas; algunas, después de cruzarse en la línea media, se dirigen hacia la substancia gris subependimaria, y por ella marchan horizontalmente hasta el núcleo. Un número crecido de fibras llega del sensitivo, como ahora diremos.

El sensitivo se nos ha impregnado mucho peor, percibiéndose sólo una coloración nuclear en un fondo rojizo; no obstante, se ven llegar y esparcirse las raíces por su superficie externa; del espesor del núcleo parten numerosas fibras que se coleccionan en haces en la frontera externa del núcleo motor, al que contornean, dirigiéndose después rectamente á

(1) *Wallenberg:* Beiträge zur Kenntniss des Gehirns der Teleostier und Selachier. *Anat. anz.* Bd. 31, 1907.

la porción ventral de la raíz espinal del trigémino, donde se acumulan, formando el tractus secundario vago-trigeminal, ó sea la vía central del vago. Del núcleo sensitivo parte un gran número de fibras que parecen tomar parte en la formación del abundante plexo que rodea al núcleo motor, cruzando en su marcha las raíces y el origen de la vía sensitiva central, disposición que veremos mucho más clara en el ciprinus.

En la *carpa* (ciprinus) los núcleos del vago son dos gruesos tubérculos que aparecen por detrás del cerebelo, entre éste y la médula, cubriendo por delante las crestas cerebelosas y los tubérculos acústicos. En los cortes presentan un aspecto que recuerda al de los lóbulos ópticos. El núcleo sensitivo forma una corteza que contiene una porción de estratos celulares, bien perceptibles también por el método de Golgi; por debajo y por dentro, una gran masa fibrilar contiene los grupos radiculares sensitivos del vago y la separa del núcleo motor, de forma semilunar, que ocupa la parte más interna. Entre ambos núcleos motores queda abrazado el grueso núcleo común al glosofaríngeo y al facial. Del núcleo sensitivo salen muchas fibras; unas se reunen en gruesos haces en la superficie externa del núcleo motor por dentro de las fibras radiculares sensitivas, descienden adosadas siempre al núcleo motor, atravesando, por consiguiente, las radiculares motrices y llegan, por último, á la vía central del vago, en el tractus de Mayser, por dentro de la raíz descendente del trigémino; otras atraviesan aisladas ó reunidas en grupos las radiculares sensitivas y se sumergen en el apretado plexo motor. A este mismo plexo llegan fuertes manojos, al parecer, desde el tractus tecto-bulbar, de un modo análogo al descrito en el leuciscus.

Glosofaríngeo y facial. — El *glosofaríngeo* ingresa en el cráneo por un orificio anterior al del vago, inmediatamente por detrás y debajo del oído, dirigiéndose después hacia arriba hasta la cara lateral del bulbo (figura 2, C). En la trucha se ve esta raíz en los mismos cortes en que penetra el lateral posterior y aparece el núcleo motor ocular externo y coincide, en cuanto al punto de entrada y marcha de la raíz, con lo dicho respecto del vago. En estos cortes frontales la raíz es puramente sensitiva, yendo á perderse en un núcleo que no es más que la continuación por delante del núcleo sensitivo del X. En los cortes longitudinales se aprecia claramente que, á poco de entrar en el bulbo, se separa un paquete de fibras idénticas por su aspecto á las motrices del vago (figura 2, C) que se dirigen hacia adelante y adentro, formándose ó, mejor dicho, originándose en un conglomerado celular, emplazado por debajo y delante de la porción más anterior del núcleo sensitivo, de donde también sale el facial motor, como veremos después.

Del cabo frontal del largo núcleo sensitivo de los nervios X y IX emer-

ge también en la trucha, como es sabido, el *facial sensitivo*, el cual marcha frontalmente primero y después hacia afuera, saliendo por delante del nervio lateral anterior (fig. 5, D). Esta porción del núcleo no muestra en la trucha aspecto distinto que el resto del núcleo sensitivo, estando siempre separados los de los dos lados por el ventrículo. En el leuciscus se unen por delante las dos columnas sensitivas, formándose un pequeño tubérculo impar de estructura algo distinta, donde se acaba en sus porciones media é inferior los nervios faciales y en las laterales las fibras de los dos glosofaríngeos. En la carpa, este tubérculo impar y mediano es muy grueso, cubierto lateral y dorsalmente por los lóbulos del vago, con los que se continúa por delante, recibiendo también y en la misma disposición los nervios faciales y glosofaríngeos. Tanto de la porción facial del núcleo común vago-glosofaríngeo-facial de la trucha, como del núcleo facial-glosofaríngeo diferenciado en el leuciscus y ciprinus, sale por la parte antero-inferior una gran cantidad de fibras que se dirigen al tractus vago-trigeminal, constituyendo la vía central de estos nervios.

El *facial motor* tiene su núcleo de origen inferiormente al cabo anterior del núcleo sensitivo, en una agrupación celular, situado á los lados y un poco por delante del fascículo longitudinal posterior, correspondiéndose por detrás con los núcleos motores de los nervios X y IX y por delante con el del masticador, si bien en una posición más ventral que todos ellos, iniciando ya la marcha en este sentido que ha de completarse en los mamíferos. Sus fibras se dirigen arriba y adentro, convergiendo todas por encima del fascículo longitudinal posterior de cada lado (figura 9, D), donde se incurvan, marchando rectamente hacia adelante, siempre encima del fascículo citado y debajo del ventrículo. En este trayecto ascendente va acompañado á bastante distancia por el grueso fascículo sensitivo que, como hemos dicho, va por los lados del ventrículo. Al llegar al nivel del entrecruzamiento de las fibras de Mauthner (fig. 9, E) se doblan de nuevo hacia afuera, pasan por detrás de la célula de Mauthner y, atravesando finalmente la porción anterior del núcleo de Deiters, se dirigen hacia adelante, acercándose al nervio lateral anterior, hasta incorporarse á la raíz sensitiva, ya en su trayecto extracraneal. Trazan, pues, como había visto Van Gehuchten (1), una curva que recuerda la de los mamíferos, si bien nos ha parecido algo más complicada que la por él descrita.

Este fascículo geniculado no sería la única raíz del facial motor, porque, según Kappers, otras fibras procedentes del mismo núcleo se dirigen abajo y afuera, hasta la raíz descendente del trigémino, donde se

(1) *Van Gehuchten:* Le système nerveux des teléostéens. *La cellule*, t. X, 1894.

hacen ascendentes. Al alcanzar la altura del fascículo geniculado se suman á sus fibras. Nosotros hemos comprobado en nuestras preparaciones que efectivamente un manojo de fibras va hasta la raíz espinal del V, pero una vez allí, en vez de ser ascendente, es descendente corto trecho, después la abandona y caminando hacia abajo, afuera y atrás, y después de cruzar la porción descendente del acústico, al nivel de la emergencia del glosofaríngeo, se une á él, constituyendo la raíz motora de este nervio que mencionamos antes (fig. 2, *b*). De modo que así como los nervios IX y VII sensitivos tienen un núcleo común, es común el núcleo

Fig. 4. — Microfotografía de un corte longitudinal del bulbo de trucha. — A, Nervio lateral posterior; B, Idem lateral anterior; C, Entrada del glosofaríngeo; D, Entrada apenas perceptible del facial sensitivo; *a*, Fibras cerebelosas de los dos laterales; *c*, Porción media de las fibras de ambos nervios en el tubérculo acústico lateral; *b*, Fibras descendentes de la bifurcación.

productor de las porciones motoras de estos mismos nervios. No hemos podido confirmar (quizás por el escaso desarrollo de los ejemplares examinados) las fibras motrices cruzadas, admitidas por Van Gehuchten, en los peces y aceptadas desde Stieda en los mamíferos por buen número de autores, donde nosotros acabamos de verlas con el nitrato de plata.

Nervios laterales y acústico.— El nervio *lateral posterior*, originado en los organitos de la línea lateral, penetra en el cráneo por el mismo orificio que el pneumogástrico, con el que se cruza en aspa. Sus fibras abocan fuera de la cavidad craneal por detrás, encima y afuera del ganglio del vago á una agrupación de gruesas células, intensamente negras, con un retículo neurofibrillar de gran claridad. En la trucha joven (fig. 2, E) destacan notablemente de las del X (fig. 2, F), pues éstas son más pe-

queñas y mucho menos desenvueltas. Son bipolares y las expansiones ascendentes se reunen en una gruesa raíz que así que atraviesa el orificio común con el X se separa cada vez más, marchando hacia adelante y arriba hasta su ingreso en el bulbo. Vemos, pues, completamente separados los dos nervios, tanto en el trayecto extra como en el intracraneal, no poniéndose en contacto sino en el momento de atravesar el orificio craneal. Sólo algunas fibras, de las que ya hemos hablado, procedentes de la parte postero-inferior de la cabeza, después de atravesar la porción más anterior del ganglio lateral, sin establecer conexión con ninguna de sus células, se unen á la porción intracraneal del vago (fig. 2, *c*), conti-

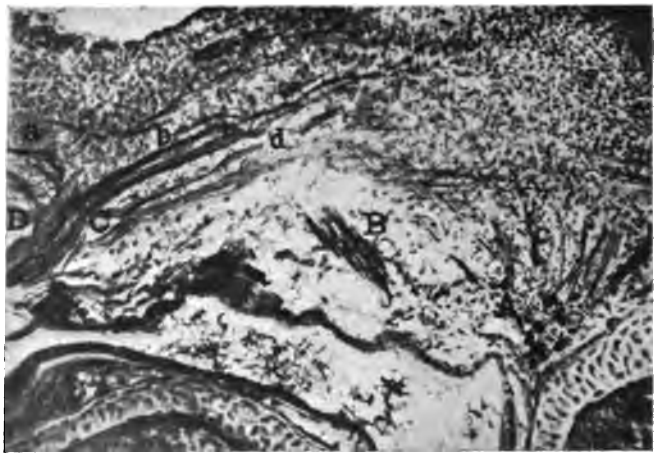


Fig. 5.—Microfotografía de un corte longitudinal de bulbo de trucha.—A, Nervio vago con su ganglio intracraneal; B, Lateral posterior; C, Lateral anterior; D, Facial sensitivo; *a*, Fibras cerebelosas de los nervios laterales; *b*, Fibras horizontales en el tubérculo acústico lateral; *c*, Paquetes en que se divide el neumogástrico al penetrar en el bulbo; *d*, Punto de entrada del lateral posterior.

nuando con ella hasta el ganglio situado dentro de la cavidad craneal antes descrito (fig. 2, *d*). Otras fibras abandonan el lateral más arriba y se dirigen dispuestas en dos paquetes, describiendo un elegante arco, al núcleo del acústico, entre cuyas fibras se pierden (fig. 2, *h*).

Aborda el bulbo por la parte superior de su cara lateral y á poco gran parte de sus fibras se bifurcan (figs. 2, *a* y 4, *A*), dando una rama en dirección ventral, extinguida en el tubérculo acústico lateral (fig. 4, *c*), ó continuada hasta el cerebelo, formando la vía vestibulo-lateral cerebelosa (fig. 4, *a*) con las procedentes del vestibular y lateral anterior, y otra dorsal que constituye una vía unida á la análoga del vestibular (fig. 4, *b*).

El nervio *lateral anterior* penetra en el cráneo entre el trigémino y el acústico, alcanzando el bulbo en sitio semejante al del lateral posterior,

é igualmente que en éste, muchas de las fibras se bifurcan (fig. 5, C), dando una rama descendente que se termina en el tubérculo acústico lateral (fig. 5, *b*), ó se une á la descendente del lateral posterior, y otra ascendente que se suma á las del vestibular y lateral posterior para formar la vía cerebelosa (fig. 5, *a*).

Los paquetes de gruesas fibras horizontales que proceden de la bifurcación de los nervios laterales, están colocados por debajo de las crestas cerebelosas y emiten ramas en todo su trayecto; unas que marchan á la línea media para terminar en el lado opuesto, y otras notablemente tortuosas ó se coleccionan en pisos superiores, más próximas á las crestas (fig. 6, *e*), ó se pierden dentro de la región acústica, en el núcleo dorsal. Aunque la persecución de muchas de las ramas se hace difícil por la aglomeración de fibras y el trayecto tortuoso, en todos aquellos casos en que hemos podido seguir su ruta, las hemos visto acabarse en las crestas cerebelosas, según ahora diremos.

Las dos pequeñas láminas que desde el cerebelo se extienden dorsalmente por encima de los tubérculos acústicos hasta el núcleo del facial, conocidas con el nombre de crestas cerebelosas, difieren poco en su estructura del cerebelo (Schaper, Haller, Johnston, etc.). Sin embargo, la carencia de granos ya denota cierta diferencia estructural, y la mayor tendencia á impregnarse por el nitrato las células de Purkinje en el cerebelo indica ciertas diferencias químicas, siquiera sean simples diferencias de matiz. Las de las crestas apenas se perciben, como muestra la fig. 6, *b*, y en cambio se perciben admirablemente impregnadas ciertas fibras ascendentes que pudieran compararse á las trepadoras del cerebelo. Estas fibras, bastante finas antes de ingresar en la cresta, así que han entrado, se enrecian, se ramifican sobriamente, dando una, dos ó tres ramas, á veces ninguna, y llegan la fibra primitiva y sus ramas hasta la misma superficie de la cresta (fig. 6). Son tan abundantes, que en nuestras primeras preparaciones creímos se trataba de la arborización de las células de Purkinje; pero el ver éstas, si bien pálidamente teñidas, y el haber tenido ocasión de apercibir el origen de aquéllas, nos ha sacado de nuestro error primero.

Todo lo que acabamos de exponer se refiere al leuciscus, que por su mayor desarrollo muestra las crestas muy avanzadas; pero también se observa, aunque en su período inicial, en la trucha. Así, en la fig. 7, *m*, se ve la cresta atravesada ya por algunas fibras finísimas que, procedentes de las masas fibrilares inferiores, se engrosan y ramifican sobriamente y se corresponden, en una palabra, con las que acabamos de describir en el leuciscus. En el ciprinus las hemos visto de igual manera que en el leuciscus ó más desenvueltas si cabe.

¿De dónde proceden estas fibras? Ya Kappers, en su monografía antes citada, emite la suposición de que las fibras de los nervios laterales se terminen en las crestas, sin prueba alguna objetiva. Nuestras preparaciones nos demuestran, de modo indudable, que provienen aquéllas de los nervios laterales, en su mayoría, y del vestibular, y pueden distribuirse en dos grupos terminales: directas y cruzadas.

Fig. 6. — Cresta cerebelosa en el leuciscus rutilus de 2 centímetros. — A, Cresta cerebelosa; B, Núcleo dorsal; C, Fibras acústicas; *a*, Fibras terminales de los nervios laterales; *b*, Arborización protoplásmica de las células de Purkinje muy pálida; *c*, Terminación de fibras que acaban de ingresar en el bulbo; *d*, Fibras arciformes dorsales; *e*, Fibras horizontales de los nervios laterales y acústico cortadas de través.

Las directas ocupan la parte externa de la cresta, siendo mucho más abundantes en la porción posterior de ésta. Proceden de los gruesos paquetes de fibras horizontales resultantes de la bifurcación de los nervios laterales y vestibular (fig. 6, *e*); unas son colaterales, emitidas durante su marcha, y otras son las mismas fibras que recodan y se hacen ascendentes, penetrando en la cresta. Muchas se dirigen aisladas, mas la mayor parte forma grupos ó manojos, hasta abordar la cresta, donde divergen, como las varillas de un abanico. Algún manojo (fig. 6, *c*) llega de regiones bastante profundas, casi desde la misma entrada del nervio.

Las fibras cruzadas ó comisurales acumuladas en la parte interna do-

minan, sobre todo en la región anterior, ó sea en la proximidad del cerebelo. Unas son colaterales y otras terminales de las fibras de los tres nervios, separadas de las demás á poco de entrar. La mayor parte cruza la línea media por la comisura óptica supraependimaria, mas algunas nos han parecido seguir el camino de las fibras arqueadas dorsales. El ensanchamiento gradual del 4.° ventrículo, alejando las dos crestas produce una orientación distinta de estas fibras comisurales dentro de ellas; las de la región posterior, por el grosor relativamente grande de la comisura óptica, consiente que las fibras sean ascendentes ó todavía inclinadas hacia adentro, como muestra el grupo más interno de fibras representado en la fig. 6; pero á medida que vamos adelante, toman una dirección predominante de dentro á fuera (fig. 7, *m*), y en los cortes más anteriores se hacen verdaderamente horizontales. También en estas regiones, que carecen de comisura óptica dorsal, nos han parecido más abundantes las fibras que aprovechan las fibras arqueadas dorsales para trasladarse al lado opuesto.

Dentro de las crestas se ven, además de estas fibras gruesas, terminación de los nervios laterales, un gran número de fibras finísimas, que penetran de delante atrás por la parte más anterior, en su unión con el cerebelo, y horizontalmente la recorren hasta su cabo posterior; por su aspecto pueden compararse á las fibras paralelas, y efectivamente nos parecen provenir de un grueso macizo de granos existentes en el lóbulo cerebeloso, y vendrían á representar los granos correspondientes á las crestas, dislocados hacia adelante, hecho que, por lo demás, no tendría nada de particular, pues en el cerebelo de los peces parece que aquéllos tienen tendencia á acumularse en las regiones anteriores. Desgraciadamente, el no haber obtenido una buena impregnación de los granos nos impide resolver definitivamente esta cuestión.

Otras fibras terminales y colaterales de los nervios laterales se ramifican en el núcleo dorsal (fig. 6, B), colocado inmediatamente por debajo de las crestas y de las fibras horizontales del sistema lateral.

Por último, otras fibras de ambos nervios laterales engendran una vía latero-acústico-cerebelosa, que marcha adelante y arriba hasta alcanzar el cerebelo, se entrecruza con la opuesta en la decusación del velo, y va á terminar en el lóbulo lateral del lado contrario, donde existen fibras trepadoras análogas á las descritas en las crestas.

En resumen, las fibras de los nervios laterales se terminan de varios modos: una gran parte, directas ó cruzadas, en las crestas cerebelosas, otra porción en el núcleo dorsal y no pocas en pleno cerebelo. Los axones de las células de Purkinje de las crestas, impregnadas por el método de Golgi, marchan hacia abajo y afuera, ingresando, según todas las pro-

babilidades, en el tractus cerebelo-espinal ventral, en tanto que las fibras procedentes del núcleo dorsal constituyen las fibras arciformes dorsales, cruzadas en la línea media, que forman en el lado opuesto el fascículo longitudinal lateral ó tracto acústico-lateral mesencefálico, de que nos ocuparemos más tarde.

En cuanto á la terminación del *acústico*, hemos confirmado la mayor parte de los hechos expuestos por nuestro maestro (1) en su reciente trabajo sobre el acústico de los peces; así es, que no insistiremos sino sobre aquellos puntos, en que nuestras preparaciones consientan alguna aclaración ó ampliación.

Como ya había sido averiguado desde los trabajos de Retzius (2), en las siete papilas del oído de los teleósteos existen fibras terminales gruesas y finas; pero las primeras muestran en la trucha joven, como ha puesto de manifiesto Cajal, tales diferencias de grosor é intensidad en la impregnación, que permiten su persecución hasta dentro del bulbo. Desde luego se advierte que las tres crestas ampulares y la papila *neglecta*, servida por el nervio ampular posterior, muestran unas fibras gruesas extraordinariamente robustas, son de mediano tamaño las terminadas en las papilas del utrículo y del sáculo, y, por último, en la papila *lagenæ* no existen más que fibras finas y poco numerosas. Así es que el fascículo anterior del nervio acústico (fig. 7, *o*) contiene á su ingreso en el bulbo fibras muy gruesas de las ampollas anterior y externa, gruesas de la papila utricular y finas de las tres, y la posterior posee fibras muy gruesas de la ampolla posterior y la papila neglecta (en menor número, pues siendo muy pequeña la neglecta pueden considerarse como una sola), gruesas del sáculo y finas de todas ellas y la lagenæ.

El modo de comportarse en el bulbo cada uno de estos grupos de fibras es distinto, mereciendo una exposición algo detenida. Las fibras colosales procedentes de las tres crestas ampulares y la papila neglecta, se terminan en el núcleo *tangencial* esclarecido por Cajal, cuya descripción completan nuestras preparaciones. El núcleo tangencial está formado, en realidad, por dos lóbulos, uno *inferior* que comienza ya por debajo de la porción posterior del núcleo de Deiters, y otro *superior*, colocado por detrás del de Deiters y encima del inferior, de manera que en los cortes transversales que interesan la mitad posterior del núcleo de Deiters (figura 7, *h*), se ve por debajo de éste el lóbulo inferior (fig. 7, B); más hacia atrás se va extinguiendo el de Deiters, y aparece en su lugar el lóbulo superior (fig. 8, C), que nunca asciende tanto como aquél. En los cortes

(1) *S. R. Cajal*: Sur un noyau special du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. *Trav. du Lab. de Rech. biol.*, fasc. 1 y 2, 1908.

(2) *Retzius*: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Bd. I, Stockolmo, 1881.

horizontales se aprecia mucho mejor la disposición relativa de los núcleos de Deiters (figs. 9 y 10, A) y superior del tangencial (figs. 9 y 10, B).

Ambos lóbulos ofrecen como rasgo común la penetración de las fibras colosales que forman la excrecencia ó tuberosidad descrita por Cajal, en contacto con las células del núcleo, siguiendo su posterior camino no-

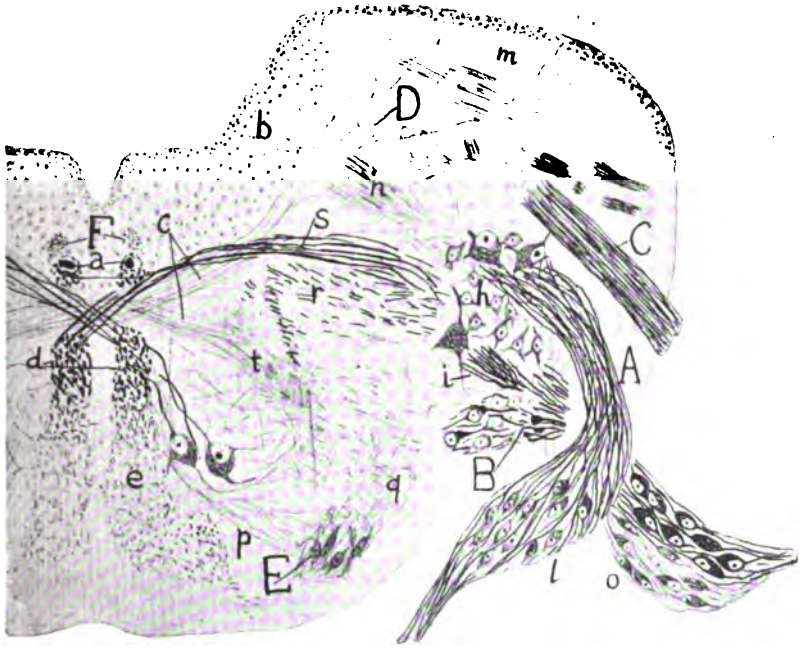


Fig. 7.—Corte transversal del bulbo de trucha en la entrada del acústico.—A, Fascículo posterior del vestibular; B, Idem anterior al ingresar en el lóbulo inferior del núcleo tangencial; C, Nervio lateral anterior; D, Facial sensitivo; E, Núcleo del motor ocular externo; F, Porción horizontal del facial motor cortada de través; *a*, Fibras de Mauthner; *b*, Punto de reflexión del facial sensitivo; *c*, Fibras arqueadas dorsales; *d*, Fascículo longitudinal posterior; *e*, Tractus tecto-espinal dorsal; *h*, Núcleo de Deiters; *i*, Grupo de fibras del fascículo anterior del acústico que marcha hacia atrás hasta el lóbulo superior del núcleo tangencial; *l*, *o*, Porciones del ganglio del vestibular correspondientes á sus dos manojos; *m*, Cresta cerebelosa; *n*, Fibras ascendentes de la bifurcación de las vestibulares; *p*, Fibras que van al núcleo VI desde el fascículo longitudinal posterior y tracto tecto-espinal dorsal; *q*, Idem desde el tracto tecto-espinal ventral; *r*, Fibras acústicas descendentes dorsales homolaterales; *s*, Idem contralaterales procedentes del lóbulo superior del tangencial; *t*, Fascículo longitudinal lateral.

tablemente adelgazadas, pero presentan algunos caracteres distintivos muy acentuados; así las tuberosidades son más pequeñas en el lóbulo superior, y tanto más, cuanto más internas y superiores están las células; las fibras que continúan después de las tuberosidades, en el inferior son bastante gruesas todavía, se dirigen hacia atrás y arriba largo trecho, dividiéndose varias veces hasta agotarse por completo en la parte más

posterior del tubérculo acústico lateral, en tanto que en el superior son muy finas y se terminan pronto en las porciones próximas; mas la mayor diferencia estriba en el comportamiento de sus axones. Los del lóbulo superior (fig. 8, A) se dirigen hacia atrás primero, después hacia adentro, se cruzan en la mitad ventral de la línea media y vuelven á marchar

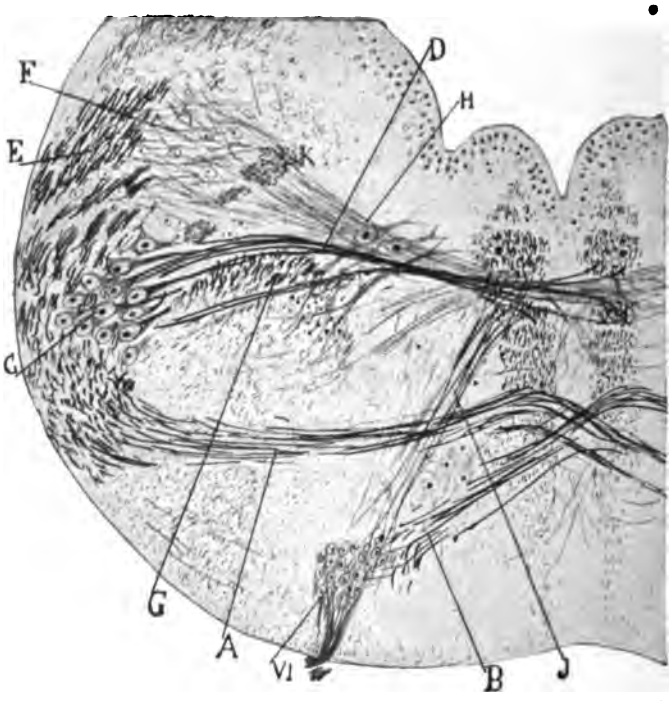


Fig. 8. — Corte transversal del bulbo de la trucha un poco por detrás de la emergencia del acústico. — A, Vía acústica descendente ventral-contralateral; B, Sitio en que se hace definitivamente descendente; C, Lóbulo superior del núcleo tangencial; D, Sus fibras que forman la vía ascendente y descendente dorsal contralateral; F, Núcleo dorsal; G, Vía descendente dorsal homolateral formada por los axones de las células de Deiters; H, Células del núcleo motor tegmental; I, Fibras que se dirigen al núcleo del VI par desde el fascículo longitudinal posterior (Cajal).

de nuevo hacia atrás, pasando por la parte interna del motor ocular externo, al que dan colaterales, como ha sido expuesto por Cajal; los del inferior (figs. 7, S y 8, D), van de fuera á adentro y de abajo á arriba, contornean el límite posterior de la formación reticular, se incorporan á las fibras arciformes posteriores, cruzan la línea media y penetran en el fascículo longitudinal posterior, donde unas se hacen ascendentes y otras descendentes. Los primeros corresponden á los descritos por Cajal como axones propios de las células del núcleo tangencial, en tanto que los se-

gundos, originados, según nuestro maestro, en el núcleo de Deiters, proceden, en realidad, como nuestras preparaciones ponen de manifiesto, del lóbulo superior del núcleo tangencial. En la figura 8 reproducimos un dibujo de Cajal para manifestar que el núcleo C, interpretado por él como formando parte del núcleo de Deiters, corresponde en realidad al intersticial por las razones antes dichas. Por otra parte, sus células son, como las del lóbulo inferior, más pequeñas que las del núcleo de Deiters y no están tan desarrolladas.

Siguiendo atentamente las series de cortes, parece ser que las fibras gruesas procedentes de las ampollas anterior y externa se dirigen al lóbulo inferior y porción más baja del superior, mientras que las originadas en la ampolla posterior y papila neglecta van á la parte más alta del superior.

Las fibras gruesas del utrículo se terminan por fuera del *núcleo de Deiters*, haciéndose ascendentes ó descendentes y probablemente ramificándose en este núcleo. Sus células, unas medianas y otras colosales, están muy desarrolladas y son multipolares. Los axones, muy gruesos, se dirigen primero hacia adentro y al nivel del fascículo longitudinal lateral (fig. 9, F y 10, C), se hacen descendentes, pudiéndolo seguir hasta la médula, siempre en la parte más alta de dicho fascículo. De modo que el núcleo de Deiters produce, á nuestro parecer, una sola vía, descendente y homolateral.

Las originadas en el sáculo forman una robusta vía (fig. 7, A) que contornea por fuera los núcleos tangencial y de Deiters, dirigiéndose después hacia adentro por encima de éste, en cuya parte superior interna se dividen las fibras, engendrando una corriente ascendente y otra descendente análogas á las formadas por los nervios laterales. Muchas de las ramas resultantes de la división corren hacia adentro y acumúlanse en las proximidades del suelo del cuarto ventrículo, donde forman una vía ascendente (fig. 7, *n*). No pocas fibras de ambas corrientes externa é interna se van agotando en el núcleo dorsal; sin embargo, bastantes continúan hacia adelante para ingresar en el cerebelo con la vía acústico-lateral cerebelosa.

El núcleo dorsal, al que más de una vez hemos hecho alusión en el curso de este trabajo, ha sido precedentemente descrito por Cajal, y como á él, las células se nos presentan perceptibles tan sólo por la coloración nuclear, ocupando toda la porción del tubérculo acústico-lateral, colocada encima del núcleo de Deiters y debajo de las crestas cerebelosas (figura 6, B) y extendido de delante á atrás desde el cerebelo hasta la médula. Es, á nuestro modo de ver, el punto de terminación de la mayor parte de las fibras medianas y finas del vestibular y el origen de las fibras ar-

ciformes dorsales que atraviesan la línea media en gruesos paquetes para formar, en el lado opuesto, el fascículo longitudinal lateral.

Las fibras finas abordan el tubérculo acústico-lateral por fuera del núcleo de Deiters, esparciéndose después por este núcleo y el dorsal.

Además de estos lugares de terminación del nervio acústico, creemos firmemente que muchas de sus fibras medianas y finas se acaban en las

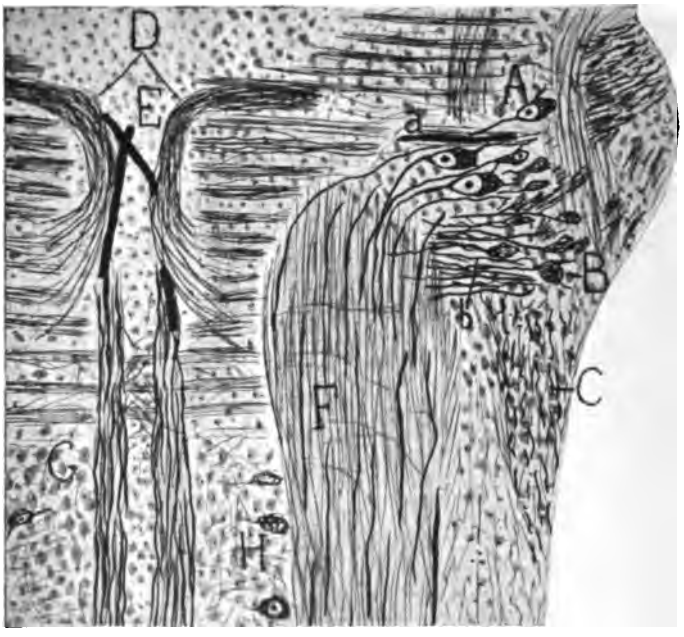


Fig. 9. — Corte horizontal de bulbo de trucha. — A, Núcleo de Deiters; B, Lóbulo superior del tangencial; C, Parte más posterior del tubérculo acústico con las fibras acústicas que formaron las tuberosidades en contacto de las células del lóbulo inferior del tangencial; D, Facial motor; E, Entrecruzamiento de las fibras de Mauthner; F, Fascículo longitudinal lateral con las fibras procedentes del núcleo de Deiters; G, Fascículo longitudinal posterior; H, Células del núcleo motor tegmental; *a*, Expansión protoplásmica de la célula de Mauthner, que llega al núcleo de Deiters, rodeada de fibras acústicas; *b*, Axones del lóbulo superior del núcleo tangencial.

crestas cerebelosas. Claro es que la gran acumulación de fibras procedentes de los nervios laterales y el acústico impide precisar cuáles corresponden á unos y á otros, pero hemos encontrado fibras que terminándose en las crestas cerebelosas al nivel de la entrada del vestibular, provenían de este paraje. La terminación es exactamente igual á la descrita al hablar de los nervios laterales.

Resumiendo, pues, nuestras investigaciones, el nervio acústico se termina en los núcleos *tangencial* con sus dos lóbulos, *de Deiters*, *dorsal* y

crestas cerebelosas, de los que parten las siguientes vías secundarias: *descendente ventral contralateral* (tractus octavo-spinalis cruciatus lateralis de Wallenber), formada por los axones del lóbulo inferior del tangencial; *descendente* y *ascendente dorsal contralateral* (tractus octavo motorius), por los axones del lóbulo superior del mismo núcleo; *descendente dorsal homolateral*, por los axones del núcleo de Deiters; *descendente de la cresta*, no bien determinada aún, por los axones de las células de Purkinje de las crestas, y *ascendente contralateral* (tractus octavo mesencephalicus), por los axones del núcleo dorsal.

De todas estas vías, la contralateral dorsal va siempre unida al fascículo longitudinal posterior, la contralateral ventral, colocada primero por dentro y encima del núcleo motor externo, al que da colaterales, en la parte más inferior del bulbo se hace más ventral cada vez, marchando al mismo tiempo hacia afuera, de tal modo que en la médula se coloca en la superficie del cordón anterior, rodeando la emergencia de las raíces motrices (fig. 1, *c* y 3, *d*), y, por último, la homolateral dorsal marcha siempre por encima del fascículo longitudinal lateral y en la médula por la parte más profunda y posterior del cordón lateral (fig. 1, *d* y 3, *h*).

Todavía podemos considerar, á ejemplo de otros autores, perteneciendo al acústico la *célula de Mauthner*, que constituye por sí sola un núcleo, así como su colosal cilindro-eje representa verdaderamente una importante vía. Todo cuanto á esta célula se refiere ha sido perfectamente observado recientemente por Beccari (1) con el método de Cajal, á cuya descripción que hemos confirmado en todos sus puntos en lo concerniente á la trucha, nos remitimos. Hemos visto igualmente la riquísima arborización pericelular de fibras finas y como él, creemos que el mayor contingente de fibras se lo proporciona el fascículo longitudinal lateral, aunque algunas vienen del mismo acústico por la dendrita externa (figura 9, *a* y 10, *h*). También hemos visto contribuir á la formación del nido fibras arciformes dorsales después de decusadas y otras que procedentes del tractus tecto-bulbar rodean en gran cantidad la dendrita anterior y la acompañan hasta el nido pericelular. En cuanto á la participación del fascículo longitudinal posterior que Beccari ha observado una sola vez y de modo tan confuso que no le permite decir nada definitivo, en nuestras preparaciones se muestra con toda evidencia en un grupo de fibras descendentes, algunas de las cuales cruzan poco antes la línea media y acompañan al axon en sentido recurrente hasta la célula, á cuyo nido contribuyen.

El grueso cilindro-eje desciende hasta la parte inferior de la médula,

(1) *N. Beccari:* Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle loro connessioni in pesci ed anfibi. *Arch. di Anat. e di Embr.*, vol. VI, fasc. 4.

después de cruzarse con el compañero (fig. 9, E), acompañan al fascículo longitudinal posterior, mostrando en su trayecto unas colaterales sumamente cortas y acabadas en pequeños engrosamientos (fig. 1, *a*) puestas en contacto con manojos de expansiones protoplásmicas que, desde el núcleo del hipogloso y motores, de la médula, se concentran en la parte supero-externa de la vaina, rodeando á la fibra de Mauthner. De modo que, según nuestras preparaciones, la conexión de las pequeñas colaterales se hace con las expansiones protoplásmicas y no con los axones, como representa Beccari en algunos de sus dibujos y en el esquema con que termina su monografía.

Motor ocular externo. — Tiene como núcleo de origen una gruesa columna colocada en la porción ventral del bulbo, extendida de delante á atrás, desde el ingreso del nervio lateral anterior hasta el del posterior, encontrándose, por consiguiente, en todos los cortes transversales en que aparecen los núcleos acústicos (figs. 7, E y 8, VI). La columna no es continua en toda su longitud, mostrándose en la trucha, como la ha representado Cajal, dividida en varios grupos, variables hasta para los dos lados, pero de los que generalmente se pueden contar cuatro ó cinco redondeados ú ovoideos y bastante próximos los unos á los otros. En todos ellos se ven células estrelladas con redes perfectamente visibles. Los axones se dirigen hacia abajo, reuniéndose en la parte inferior del núcleo en tantos manojos como grupos celulares, después abandonan el bulbo por su cara inferior y se acodan para marchar resueltamente adelante, uniéndose unos manojos con otros para formar el nervio, que puede ser seguido hasta el músculo recto externo.

El núcleo recibe una buena cantidad de fibras de distintos orígenes, que engendran en cada uno de los grupos un plexo bastante apretado. Unas, descritas por Cajal y confirmadas por nosotros, proceden de la vía acústica ventral contralateral cuando, después de cruzarse en la línea media, cambian de dirección por dentro y encima del núcleo del VI par (figura 8, B), haciéndose descendentes; otras proceden del fascículo longitudinal posterior (fig. 8, J), pasan la línea media formando un arco de cavidad inferior, atraviesan el fascículo del lado opuesto, se hacen dorso-ventrales por fuera de éste, recorren el núcleo motorius tegmenti, dividiéndose varias veces, y alcanzan, por último, el núcleo motor ocular externo en su borde superior; otras parten del tractus tecto-bulbar cruzado (fig. 7, *p*), se dirigen hacia abajo y afuera, y penetran en el núcleo por la parte alta de su borde interno, y las últimas, que proceden del tractus tecto-bulbar directo y cruzado ventral, van hacia adentro y entran por su borde externo (fig 7, *q*). Resulta, pues, que el motor ocular externo recibe excitaciones acústicas cruzadas, y ópticas cruzadas y directas.

Trigémino. — Penetra en el bulbo por debajo de la extremidad anterior del tubérculo acústico-lateral é inmediatamente se divide, como es sabido, en sus tres raíces. En la trucha joven son muy manifiestas y por la subdivisión de una de ellas aparecen cuatro, como veremos pronto. Estos diferentes manojos radiculares se reparten en dos grupos clásicos, sensitivo formado por la raíz descendente, y motor por los axones del núcleo principal, y los que provienen del núcleo magno-celular del techo por la raíz mesencefálica.

La *raíz descendente* ó sensitiva se dirige desde luego hacia abajo, llegando hasta la médula, siempre por la parte más lateral de la formación reticular. En la trucha se nos ha presentado más débilmente impregnada que las fibras somático-sensibles del sistema acústico-lateral, aunque no tanto como las víscero-sensibles. Esta palidez hace difícil su persecución en tan largo camino, pues resulta tarea poco menos que imposible diferenciarlas del resto de las fibras pálidas y de mediano calibre esparcidas por la formación reticular; así es que nada podemos añadir á la descripción, por otra parte clásica, de esta raíz.

No ocurre lo mismo con la *raíz motriz* ó del nervio masticador. Sus células y fibras están bastante más desenvueltas que las víscero-motoras del vago y glosofaríngeo, permitiendo un estudio más fructífero. El método de Cajal nos ha permitido ver que en la trucha son realmente dos los núcleos formadores de la raíz motriz; ambos ocupan en los cortes transversales el mismo lugar relativo, correspondiente á los demás núcleos víscero-motores; mas es conveniente apelar á las series horizontales para comprobar esto y la clara separación en dos grupos (fig. 10, C y D), uno posterior y otro anterior. El posterior presenta las células más pálidas, pero son ya estrelladas con un grueso cuerpo y una fuerte expansión dorso-ventral, que á poco se divide en dos ó tres ramas: una continúa esta dirección y llega hasta el tractus tecto-bulbar ventral, punto en donde convergen todas las expansiones análogas, otra variable, se esparce por el núcleo y la más externa suele dar origen al axon.

En el núcleo anterior se ven con toda claridad dos masas celulares, ventral y dorsal. La ventral tiene un aspecto bastante semejante al núcleo posterior, con células pálidas estrelladas provistas de la expansión dorso-ventral acabado en el tractus tecto-bulbar ventral, mientras que las del dorsal se impregnan más intensamente y tienen una forma monopolar manifiesta, al menos en la trucha joven. Estas diferencias nos han hecho pensar en que tal vez el núcleo posterior y la porción ventral del anterior corresponden al núcleo principal del masticador de los mamíferos, en tanto que la porción dorsal del anterior representa la cabeza de la raíz ascendente del masticador.

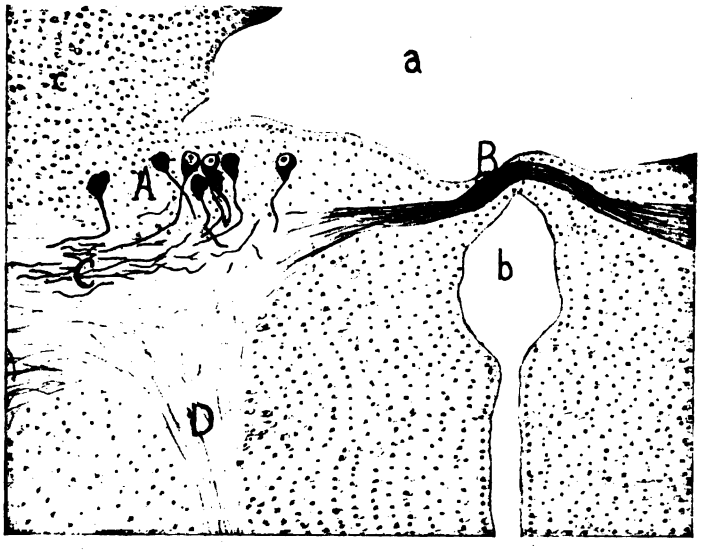
A ambos núcleos, pero sobre todo á la porción ventral del anterior, se dirigen una gran cantidad de fibras muy finas que provienen del tractus tecto-bulbar ventral y parece que van al encuentro de las expansiones protoplásmicas dorso-ventrales antes descritas, continuando después su camino hasta el núcleo, donde se ramifican, sobre todo en la porción ventral.

Fig. 10. — Corte horizontal del bulbo de la trucha. — A, Núcleo de Deiters; B, Lóbulo superior del tangencial; C, Núcleo posterior del masticador; D, Idem anterior; E, Núcleo motor tegmental anterior interno; F, Idem externo; *a*, Fase longitudinal posterior; *b*, Célula de Mauthner; *h*, Su expansión externa; *c*, Vía acústica descendente dorsal homolateral; *d*, Idem dorsal contralateral; *e*, Fascículo longitudinal lateral; *i*, Fibras de la raíz mesencefálica del trigémino.

La *raíz mesencefálica* descrita por Mayser, Goronowisch y Jonhston, como formada por fibras sensitivas en los ciprinus, acipenser y scillium, respectivamente, y como motora por Osborn y Edinger en los cryptobranchus, reptiles y amfibios, no ha sido encontrada en los teleósteos por

últimos autores que de ellos se han ocupado; Kappers, valiéndose de métodos de impregnación directa (Cajal, Weigert), y Wallenberg, por dio de las degeneraciones (Marchi). Nuestras series de truchas nos n permitido encontrar esta raíz y seguirla perfectamente hasta sus lulas de origen, pudiendo dar, por consiguiente, una descripción detada, habida cuenta de que nos referimos siempre á la trucha de pocos as.

Sus células de origen están situadas en la parte anterior del mesencélo, por fuera de la comisura posterior (fig. 11, A), hacia el límite supe-



. 11. — Corte transversal del mesencéfalo de la trucha. — A, Núcleo de origen la raíz mesencefálica del trigémino; C, Sitio donde se reunen sus axones; Comisura posterior; D, Fibras ópticas internas; *a* y *b*, Cavidades ventriculas; *c*, Techo óptico.

de la porción tegmental, y en el punto preciso en que se une á los os y por delante con el techo. Esta situación aparece sumamente a, tanto en los cortes transversales como en los longitudinales, y os podido confirmarla ignalmente en el leuciscus y en la carpa, de o que, según nuestras investigaciones, en los teleósteos examinados nosotros, el núcleo magno-celular no es tectal, sino tegmental. Según abido por los trabajos de buen número de autores, en los mamíferos aíz mesencefálica aparece como un rastro celular extendido desde el foco inferior, por debajo del cerebelo, válvula de Vieussens y tuculo cuadrigémino posterior, hasta el anterior, en que se encuentran más avanzadas; en los reptiles y batracios se encuentran casi en la

misma situación, como hemos tenido ocasión de comprobar en nuestros trabajos sobre las neurofibrillas de los vertebrados inferiores, confirmando las investigaciones de Edinger y Pedro Ramón; en los selacios también se ve este rastro celular, apareciendo el núcleo magno-celular (Jonhston) debajo del cerebelo y pudiéndosele seguir hasta el techo óptico; por último, en los tres teleósteos examinados por nosotros, no existe el rastro celular, estando todas las células reunidas en un grupo colocado en la situación ya dicha. Sin embargo, en una preparación de leuciscus hemos encontrado alguna célula por debajo del cerebelo, que corresponde por su morfología á las del núcleo magno-celular, mas de una manera muy excepcional.

El aspecto de las células recuerda por completo al de los mamíferos; tienen un cuerpo grueso y piriforme que da origen á una expansión recia, el axon. En muchas de ellas se ven salir, tanto del cuerpo celular como del arranque del axon, unas finas ramitas, terminadas cerca, análogas á las observadas por Lugaro y Cajal en los mamíferos jóvenes, aunque no sabemos si en los peces desaparecerán en el adulto.

Los gruesos axones van primero hacia abajo hasta alcanzar la parte más alta de la formación reticular, aquí cambian de dirección, marchando hacia afuera y agrupándose por encima de las fibras que salen del núcleo pretectal; desde este punto caminan resueltamente hacia atrás, más tarde se sitúan por encima del fascículo longitudinal lateral, y por último, al llegar á la altura del núcleo principal anterior, se doblan hacia abajo y adentro para incorporarse á las fibras que salen de este núcleo y marchar con ellas hasta el nervio. Su grosor y negrura las hace fácilmente perseguibles en tan largo trayecto. Al nivel del núcleo principal no emiten las colaterales para éste, descritas por Cajal en los mamíferos, si bien puede tratarse de colaterales tardíamente desarrolladas.

Vemos, pues, que si no fuera bastante para identificar esta vía con la raíz mesencefálica del trigémino, el haberla podido seguir en series completas hasta su ingreso en el nervio, los rasgos morfológicos de sus células, el no formar un núcleo perfectamente deslindado, estando esparcidas éstas por la región dicha, y el comportamiento de sus axones, que no se reunen en cordón compacto, conservando siempre su tendencia inicial al esparcimiento, serían bastantes á convencernos.

NÚCLEOS DE ASOCIACIÓN

Núcleos motores tegmentales. — Fuera de los núcleos que acabamos de describir como origen y terminación de los nervios bulbares, aparecen perfectamente desarrollados los clásicamente conocidos como *motorius tegmenti*, núcleos secundarios que reciben de una parte excitaciones de centros superiores, y por otro lado envían sus corrientes á los motores bulbares y mesencefálicos.

Están constituídos por gruesas células estrelladas, con un armazón neurofibrillar perfectamente desenvuelto, colocadas entre el espacio existente entre el fascículo longitudinal posterior y el tractus tecto-bulbar dorsal cruzado por dentro, y el fascículo longitudinal lateral y el resto de formación reticular por fuera. Forma una larga columna, extendida desde las proximidades del hipogloso hasta por delante de los núcleos motores principales del trigémino, pudiéndose distinguir tres grupos celulares distintos: uno posterior (fig. 9, H), más largo, de células aisladas ó en grupitos diseminados, que llega por delante hasta cerca de la entrada del trigémino, y otros anteriores, mesencefálicos, por delante del trigémino, visibles en los mismos cortes transversales; en ambos, las células voluminosas, algo más en el interno, están agrupadas. El interno (fig. 10, E), por su situación, es la parte más anterior ó mesencefálica del núcleo motor tegmental, pero el externo (fig. 10, F) se encuentra por fuera de aquél, entre las fibras del fascículo longitudinal lateral. En el núcleo posterior, al lado de las células grandes, se perciben otras de más pequeño tamaño, pálidamente teñidas; en los dos anteriores las células se impregnan muy bien y parecen todas igualmente desenvueltas. Las células de los tres núcleos muestran largas dendritas, en cuyas conexiones, así como en el comportamiento del axon, existen algunas diferencias.

Aunque esparcidas las células del *núcleo posterior*, sus grupitos de las grandes tienden á disponerse en tres situaciones predominantes: unos en la parte más ventral é interna, tocando las fibras tecto-bulbares cruzadas (fig. 7), otros en la parte externa, en contacto con el fascículo longitudinal lateral, con no pocas células incluídas en este manojo, y el último en la porción más alta, cerca de las fibras arciformes dorsales (fig. 3, K). Las expansiones protoplásmicas, muy largas, se esparcen por toda la formación reticular; sin embargo, parecen predominar las dirigidas al tracto tecto-bulbar cruzado dorsal, al ventral y al fascículo longitudinal lateral. El axon, muy grueso también, marcha más ó menos directamente al fascículo longitudinal dorsal, donde unas se terminan cruzadas y otras directas, haciéndose ascendentes, descendentes ó ambas cosas por

bifurcación, si bien la mayor parte son descendentes. En torno de las células y expansiones protoplasmáticas, forman plexos muchas fibras finas, procedentes en su mayoría del fascículo longitudinal lateral, del tractus tecto-bulbar cruzado dorsal y de la gran masa fibrilar que orla la superficie ventral del bulbo, en la que se encuentran el tractus tecto-bulbar cruzado ventral, el directo y el cerebelo espinal. Las células del rafe de Edinger se desarrollan, por lo visto, tardíamente, pues en nuestras preparaciones no se presentan.

El *núcleo anterior interno* coincide con el posterior en la mayor parte de sus detalles, existiendo, además de la aglomeración y tamaño de sus células, dos caracteres interesantes que le diferencian; uno es la presencia en casi todas sus células de una expansión que se dirige hacia afuera para ramificarse en el tractus tecto-bulbar ventral, y otro el que los gruesos axones se incorporan al fascículo longitudinal dorsal del mismo lado, haciéndose todos ó casi todos descendentes.

El *núcleo anterior externo* se separa más. Sus células, algo más pequeñas, están incluídas en pleno fascículo longitudinal lateral, de modo análogo á la gruesa célula de Mauthner; son estrelladas, y sus expansiones protoplásmicas, más cortas que en el interno, no tienen una dirección predominante. Los axones gruesos también, y fuertemente impregnados, se van primero hacia arriba hasta tocar con la substancia gris infraventricular, y entonces se incurvan, marchando descendentes por el borde interno del fascículo longitudinal lateral, donde se pierden, aunque nos ha parecido que después de un trayecto variable iban á incorporarse al longitudinal dorsal.

Pensando Edinger sobre las *homologías* y *función* del núcleo *motorius tegmenti*, lo identifica con la oliva inferior de los mamíferos, suponiendo que ésta no es más que la porción inferior de aquél, que en los mamíferos toma un desenvolvimiento progresivamente mayor, hasta llegar á la colosal oliva humana, y supone que tendría por objeto distribuir por los núcleos motores bulbares y mesencefálicos los impulsos llegados del cerebelo por el tractus cerebelo-tegmental. A nosotros no nos parece acertada la opinión del insigne neurólogo por varias razones: las células de la oliva inferior son más pequeñas y están agrupadas en un núcleo compacto que contrasta con la diseminación del motorius tegmenti; sus células se desenvuelven más tardíamente; en los mamíferos, en que la oliva inferior está perfectamente desarrollada, se encuentran distribuídas de modo difuso por la formación reticular, las células intersticiales conocidas desde los trabajos de Vicenzi, Kölliker, Held y Cajal, que son grandes como aquéllas, envían muchas el axon al fascículo longitudinal posterior, se acumulan de preferencia entre las formaciones reticulares gris

y blanca, es decir, en igual posición que el motorius tegmenti y al nivel de las regiones acústicas, llegando desde la decusación de las pirámides hasta el mesencéfalo; y, por último, el mismo Edinger se encuentra algo embarazado para explicar que la oliva tenga conexiones olivo-cerebelosas, en tanto que las del motorius tegmenti son cerebelo-tegmentales, según él mismo. Además, en los mismos peces, el núcleo motorius tegmenti sólo se muestra tan claramente aislado dentro de la formación reticular en los peces jóvenes, pues á medida que con el desarrollo ésta va conteniendo mayor número de fibras, las células del núcleo, si bien conservando la agrupación predominante arriba descrita, se encuentran ya en plena formación reticular y mucho más esparcidas, con un aspecto muy semejante al de los mamíferos. Por estas razones, creemos que el núcleo motor tegmental es homólogo de los intersticiales de los mamíferos y tiene una función análoga.

Según Cajal, las células intersticiales del bulbo y la protuberancia serían de dos clases: unas, las más, sensitivas de tercer orden y otras motrices de segundo orden encargadas de llevar á los núcleos motores bulbo-protuberanciales excitaciones recibidas por las colaterales de la vía piramidal. En los peces creemos que existen las mismas dos categorías de neuronas, siendo las motrices, por su evolución más temprana, las examinadas por nosotros. No creemos tampoco en el exclusivo papel motor asignado por Edinger á este núcleo, ni en su exclusiva conexión cerebelosa, pues, como hemos hecho resaltar insistentemente en nuestra descripción, el núcleo motor tegmental recibe fibras de varios orígenes, sobre todo de los tractus tecto-bulbares directos y cruzados y octavo-mesencefálico, no siendo, á nuestro modo de ver, la conexión cerebelosa la única, pero ni aun la más importante. Para nosotros, el núcleo motorius tegmenti, de modo análogo al intersticial de los mamíferos, tendría por objeto distribuir por los diferentes núcleos motores bulbares las excitaciones llegadas, en los mamíferos por la vía piramidal preferentemente, en los peces que carecen de ella por los tractus mencionados, desde las dos fuentes de sensación más importantes, visuales y vestíbulo-lateral, y desde el cerebelo, que coopera en gran parte á la función equilibradora.

Núcleo tegmental preventricular.— En los cortes de bulbo que interesan la parte anterior de las crestas cerebelosas, hemos sorprendido en los tres teleósteos estudiados por nosotros un núcleo par, del que no hallamos antecedentes en ninguno de los numerosos trabajos consultados, y que no se corresponde con ninguno de los núcleos hasta ahora descritos en los demás animales. En espera, pues, de mejores informes y de un estudio más detenido, le designamos *núcleo tegmental preventricular* por su si-

tuación próxima á la desembocadura del epéndimo en el ventrículo.

Está en plena substancia gris periventricular y afecta en la mayor parte de los cortes una forma triangular; el lado externo superior confina con la sección del facial sensitivo, el inferior está contorneado por las fibras arqueadas dorsales, y el interno, en su parte inferior, toca al fascículo longitudinal posterior y á la sección del facial motor, y en su porción mayor y más alta, es paralelo al contorno del conducto ventricular, á poca distancia. En los cortes medios del núcleo, éste sobrepasa por encima al facial sensitivo, aproximándose á la decusación del vestibular y á las mismas crestas, por lo que muestra la forma de un reloj de arena con la estrangulación al nivel del facial sensitivo.

En ninguna de nuestras numerosas impregnaciones hemos tenido la suerte de ver teñidas por el método de Cajal las células, sin duda por sus pequeñas dimensiones y escaso contenido neurofibrillar; pero, en cambio, el núcleo queda perfectamente individualizado y circunscrito por un plexo apretadísimo de fibras finas procedentes de orígenes múltiples. La inmensa mayoría proceden de la región ventral y se dirigen ascendentes por fuera del fascículo longitudinal posterior hasta el núcleo, formando gruesos paquetes que aprovechan para abordar la región periependimal, los intervalos que separan los gruesos haces de fibras arqueadas dorsales; otras fibras parecen llegar desde los núcleos vestibular y laterales, tanto por la comisura vestibular como por las fibras arqueadas del mismo lado, y todas se descomponen en una arborización que, cruzando sus ramas con las compañeras, contribuyen á la formación del plexo.

En los cortes anteroposteriores presenta también una forma triangular con un lado inferior por encima de las secciones de los paquetes de fibras arqueadas; otro anterosuperior que contornea el límite posterior del ventrículo, y el último posterosuperior en relación con la comisura acústica. El borde inferior aparece como desgarrado por la irrupción de los paquetes de fibras finas ventro-dorsales antes descritos. El ángulo superior está próximo á la extremidad anterior de la cresta cerebelosa, y por él salen fibras que penetran en la cresta, formando terminaciones análogas á las de los nervios vestibulares y laterales; el ángulo anterior se prolonga hacia adelante en un paquete de fibras que, después de cierto trecho, se encorva, siguiendo el mismo camino dorso-ventral ó viceversa, que las terminadas en el borde inferior; y el ángulo posterior se prolonga hacia atrás y después se dobla, comportándose como el anterior con la diferencia de ser más robusta.

Nuestra primera idea fué considerar este núcleo análogo al tegmental dorsal de los mamíferos, pero éste ocupa una situación más anterior, y

además, estudiando cuidadosamente nuestras series de cortes, hemos apercibido un pequeño núcleo de la substancia gris subventricular al nivel del ganglio interpeduncular que, por su situación y por recibir un paquete de fibras idéntico al haz de la calota de Gudden de los mamíferos, interpretamos como tal. Por lo demás, la situación, el estar formado de células pequeñas y el complicado plexo fibrilar le asemejan bastante á aquél. ¿Se tratará de algún otro núcleo en relación con la función vestibular? Nuevas investigaciones son necesarias para poder determinar las conexiones, y por ende la función probable de este núcleo.

Mayo, 1909.

EL SISTEMA NERVIOSO DE LOS HIRUDÍNEOS

POR

D. SÁNCHEZ

Ayudante del Laboratorio de Investigaciones Biológicas.

I

CONSIDERACIONES PRELIMINARES

Encargado de estudiar en los invertebrados las condiciones de aplicación del método de coloración selectiva, por el nitrato de plata reducido del Dr. Cajal, en el armazón fibrilar de las células nerviosas, y con el objeto de corresponder en la medida de nuestras fuerzas á la distinción de que el sabio maestro nos hacía objeto, emprendimos tan árdua tarea comenzando por comprobar los resultados por él obtenidos en el *Hirudo medicinalis*, y ensayando simultánea ó sucesivamente el método en las especies de invertebrados que forman parte del material permanente ó casi permanente en nuestros laboratorios, entre las que figuran principalmente la lombriz de tierra, varios crustáceos isópodos y decápodos terrestres y fluviátiles, algunos insectos y larvas de otros y moluscos, especialmente helícidos y limácidos.

Los resultados de estos ensayos fueron muy diversos, aunque siempre de valor positivo, no ya tan sólo por lo que se refiere á la impregnación de las neurofibrillas, sino también para la comprobación de numerosas disposiciones y detalles anatómicos importantes, algunos mal conocidos y otros completamente nuevos. Fruto de las primeras observaciones fué el descubrimiento del sistema de canalículos existentes en las células epiteliales del intestino de algunos *crustáceos isópodos* (1), que dimos á conocer pocos meses después de publicado el método por su autor, como lo fué también la impregnación del sistema de redes ó conductos de Golgi-Holmgren en células de la faringe de algunos moluscos gasterópo-

(1) *Sánchez (D.)*: Un sistema de finísimos conductos hallados en las células epiteliales del intestino de los crustáceos isópodos *(Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo III, 1904).

dos *(Arion, Helix)* (1). Y en cuanto á la impregnación del armazón fibrilar de los elementos nerviosos, desde los primeros ensayos conseguimos en las masas ganglionares de la cabeza del caracol común (*Helix aspersa*) y del cangrejo de río (*Astacus torrentium*) (2) preparaciones en las que se descubren con bastante corrección redes intraprotoplásmicas de neurofibrillas, que salen de las células por la prolongación nerviosa y por ella marchan hacia la *substancia plexiforme* (*Punktsubstanz* de Leydig), donde se ramifican; observaciones de que ya hizo mención el Dr. Cajal al dar á conocer por primera vez los resultados de su entonces nuevo método (3) y sobre los que volveremos á insistir tan pronto como nos sea posible hacerlo.

Los resultados de estos primeros ensayos, especialmente los obtenidos en el cangrejo de río y en los moluscos gasterópodos de que acabamos de hacer mención y los obtenidos por Cajal, primero en el *Hirudo medicinalis* y después en el *Lumbricus agricola*, llevaron á nuestro ánimo la convicción de que en plazo seguramente no lejano y mediante modificaciones adecuadas á cada grupo zoológico y aun á veces á determinadas especies, se llegaría á impregnar el retículo protoplásmico de las células nerviosas de gran número de invertebrados por el empleo de este precioso método, que tantas y tan positivas ventajas ofrece por su sencillez y claridad de resultados para el estudio de la estructura, relaciones y distribución topográfica de los elementos, no sólo del sistema nervioso, sino de la gran mayoría de los tejidos orgánicos.

Alentados por aquella convicción, ensayamos la impregnación argéntica en varias especies de hirudíneos, y pronto tuvimos la satisfacción de ver confirmadas nuestras esperanzas, logrando, no sólo en el *Hirudo medicinalis*, sino en todas las especies de discóforos que hemos sometido á estas experiencias, espléndidas preparaciones, que nos han permitido comprobar gran número de hechos consignados y descritos por los más eminentes neurólogos y suministrado datos de gran importancia respecto de ciertos problemas rodeados aún de bastante obscuridad, y aportar, en

(1) *Sánchez (D.)*: Contribución al estudio de los aparatos tubulares endocelulares de los invertebrados *(Bol. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.* Sesión de 9 de Noviembre de 1904).

(2) Aun cuando muy frecuentemente nuestro caracol común y el cangrejo de río se consideran respectivamente idénticos al *Helix pomatia* y al *Astacus fluviatilis*, que suelen servir de tipos de estudio en la generalidad de las obras de Zoología general y Anatomía comparada publicadas en la vecina República, ordinariamente manejadas por nuestros alumnos, son especies distintas, cuyas sinonimias son respectivamente *Helix aspersa* (Müll) y *Astacus torrentium* (H).

(3) *Cajal (S. R.)*: Un sencillo método de coloración del retículo protoplásmico y sus efectos en los diversos centros nerviosos de vertebrados é invertebrados *(Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo II, 1903).

fin, algunos testimonios que juzgamos de positivo valor para el estudio de determinadas cuestiones, sobre las cuales los autores distan mucho de haberse puesto de acuerdo.

Nuestros ensayos han recaído sobre especies de *Rhynchobdellidos* y *Gnathobdellidos;* de los primeros, la *Pontobdella muricata*, la *Glossiphonia bioculata?*, *Glossiphonia marginata?*, *Glossiphonia* (*Batracobdella*) *algira;* y de los segundos el *Hirudo medicinalis*, *Hæmopis* (Aulastomum) *sanguisuga*, *Limnatis nilotica* y *Dina Blaisei* (1), que son la mayor parte de las que hasta ahora se han citado como españolas.

Mas es de notar que ni todas las especies reaccionan de la misma manera cuando se las somete á la acción de una determinada fórmula del método de impregnación argéntica, ni los resultados obtenidos en los individuos de cada especie son los mismos cuando se las trata por diferentes fórmulas de aquél, y, lo que es más notable todavía, los individuos de una misma especie, sometidos á la acción de idéntica fórmula, reaccionan de muy diverso modo según la concentración de los medios fijadores y baño argéntico impregnador, la duración de la permanencia de las piezas en la estufa y la temperatura de ésta; varían también los efectos según que la impregnación vaya ó no precedida de fijación y muy principalmente á causa de condiciones fisiológicas y bioquímicas muy variadas, algunas en partes determinadas, otras desconocidas todavía por completo.

Mas estas variaciones no quitan valor al método, antes por el contrario, conocidas las condiciones del resultado obtenido, resultan aquellas variaciones de gran utilidad, porque permiten, en cada caso particular, ya la diferenciación de ciertos elementos aislados ó también la impregnación simultánea de muchos de ellos. De este modo, la observación puede ser más completa y la interpretación, en consecuencia, más exacta.

El *Hirudo medicinalis*, por ejemplo, sometido á la acción de la primera fórmula de Cajal (fijación é impregnación simultánea en solución de nitrato de plata al 6 por 100 durante tres á cinco días en estufa á 35-38° y reducción subsiguiente de la plata por la solución de ácido pirogálico y formol), suministra hermosas impregnaciones de los elementos neurofibri-

(1) No tenemos seguridad completa en lo que á la clasificación de las especies enumeradas se refiere. Con objeto de llenar este vacío, recurrimos á nuestro sabio maestro el Dr. D. Ignacio Bolívar, Profesor de Entomología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central, quien, con su acostumbrada amabilidad, se encargó de proporcionarnos la clasificación de nuestros ejemplares, recurriendo para ello en consulta á M. Blanchard, Profesor de la Facultad de Medicina de París; mas aunque hace más de un año que los solicitamos, sin duda á causa de las muchas ocupaciones que pesan sobre el ilustre Profesor español, no hemos conseguido aquellos datos que tan útiles nos habrían sido.

lares intra y extracelulares; mientras que apenas se dejan distinguir, ligeramente teñidos de amarillo muy claro, la envoltura neurilemática del ganglio y los tabiques conjuntivos que dividen á éste en distintas cámaras ó lóbulos. Mas si antes de actuar la solución argéntica se fijan las piezas durante veinticuatro horas con alcohol amoniacal, siguiendo la técnica que después indicaremos, apenas hay elementos neurofibrilares teñidos, los cuerpos celulares aparecen parduzcos, ostentando sólo algunos el retículo intraprotoplásmico completamente teñido; los elementos nerviosos, en una palabra, se tiñen poco ó no se tiñen, y, en cambio, el elemento conjuntivo se tiñe intensamente, apareciendo, tanto en la envoltura de los ganglios como en los tabiques intraganglionares, una hermosa trama ó enrejado de fibras robustas teñidas de color café obscuro ó enteramente negras, de naturaleza neuróglica, según todas las apariencias, semejantes á las descritas por Cajal en el *Lumbricus agrícola* (1), aunque el conjunto da un aspecto muy distinto, como veremos más adelante, cuando de este asunto nos ocupemos. Pero si la cantidad de amoniaco de la disolución fijadora es pequeña, puede conservarse íntegra la impregnación del elemento neurofibrilar y resulta bastante aparente, aunque de color parduzco, el tejido conjuntivo, circunstancias que permiten estudiar esos elementos, ya aislados unos de los otros ó ya simultáneamente, según convenga al objeto de la investigación.

Esta impregnación de la neuroglia ganglionar en la sanguijuela común y en otros hirudíneos, de que más adelante nos ocuparemos, tiene una importancia grandísima porque suministra preciosos datos sobre una cuestión tan imperfectamente conocida aún en los gusanos en general y, por otra parte, demuestra bien claramente que los resultados obtenidos mediante el empleo del método de impregnación por el nitrato de plata, no sólo son distintos en el sistema nervioso de las diferentes especies zoológicas, sino que aun un mismo tejido puede comportarse y se comporta de hecho de muy diverso modo, según la especie en que se aplique. Así sucede que en el *Lumbricus agrícola* se tiñe perfectamente la neuroglia mediante la fijación previa con formol amoniacal (fórmula 4.ª del método), como lo demostró Cajal y hemos comprobado nosotros repetidas veces, mientras en el *Hirudo*, *Pontobdella* y otras especies de discóforos, la neuroglia aparece empleando la fijación con alcohol amoniacal (fórmula 3.ª); en *Hæmopis*, *Limnatis* y otros, este armazón se presenta empleando alcohol sólo (fórmula 2.ª), etc. Mas sea cualquiera el procedimiento de impregnación empleado, el elemento neuróglico se revela siempre por una multitud de fibras de distinta robustez, dispuestas for-

(1) *Cajal (S. R.)*: Neuroglia y neurofibrillas del Lumbricus (*Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo III, 1904).

mando redes más ó menos tupidas en la envoltura periférica de los ganglios y en los tabiques y tractus que atraviesan ó dividen á éstos. Las células de donde proceden esas fibras, que oportunamente describiremos, son bastante semejantes á las descritas por Boule (1) en el Lumbricus, especialmente la representada en su fig. 9, y se hallan situadas en la cubierta exterior de los ganglios y de los cordones longitudinales y en los tabiques que separan los folículos ó lóbulos en que se albergan las células nerviosas; pero no deben existir, ó por lo menos no las hemos observado, ni entre las células nerviosas ganglionares, ni en el interior de la substancia punteada ó plexiforme. Por otra parte, la manera de comportarse, frente al nitrato de plata, estas células y las células estrelladas de los hirudíneos, nos induce á pensar que no sean unas y otras de la misma naturaleza, puesto que las últimas suelen impregnarse, aunque débilmente, por las reacciones neurofibrilares, mientras que las primeras se tiñen intensamente por las que colorean las fibras de naturaleza indudablemente neuróglica.

Las modificaciones en el estado fisiológico y la acción de ciertos agentes sobre los individuos sometidos á experiencia, determinan asimismo variaciones interesantísimas en la morfología de los elementos neurofibrilares coloreados por el nitrato de plata reducido. Algunas de estas variaciones, especialmente las debidas á la acción del frío y del calor, de la inanición prolongada y de la sobrealimentación, que hemos comprobado repetidas veces, fueron observadas en la sanguijuela común y descritas por Cajal (2) y sirvieron á Renato de Rebizzi de punto de partida para su interesante trabajo (3) en que estudia minuciosamente la influencia, sobre la morfología del retículo nervioso endocelular, de la alimentación de las sanguijuelas con sangre de enfermos (mentales casi exclusivamente) y hace curiosísimas observaciones sobre la posibilidad de utilizar al *Hirudo medicinalis* como reactivo para determinar la existencia en la sangre de los enfermos á que se aplicaron (epilépticos sobre todo), de algún principio tóxico que, ingerido por el animal, obraría después de absorbido, sobre el sistema nervioso, determinando modificaciones que el autor considera como constantes, al menos dentro de ciertos límites.

No menos interesantes y dignas de mención son otras variaciones ob-

(1) *Boule (L.):* Recherches sur le système nerveux central normal du Lumbric. *(Le Nevraxe*, vol. X, fasc. 1. Janvier 1909).

(2) *Cajal (S. R.):* Variaciones morfológicas del retículo nervioso de invertebrados y vertebrados sometidos á la acción de condiciones naturales. (*Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo III, 1905).

(3) *Rebizzi (Dott. Renato):* Su alcune variazioni delle neurofibrille nella « Hirudo medicinalis ». *(Rev. di Patol nerv. é mentale*, vol. XI, fasc. 8, Agosto 1906).

servadas en el modo de obrar el nitrato de plata reducido sobre los elementos nerviosos de los hirudíneos y aun de los anélidos en general, dependientes sin duda alguna, al parecer, de las diversas condiciones del medio natural en que los distintos individuos viven; pero como su enumeración y descripción nos llevaría demasiado lejos, renunciamos á esta tarea, sin perjuicio de hacer las indicaciones que sean del caso cuando en el curso de este trabajo se presente ocasión oportuna.

Nuestras investigaciones, realizadas con el indicado objeto, dieron por resultado la comprobación de una gran parte de las disposiciones anatómicas descritas por los autores en los centros nerviosos de este importante grupo zoológico y la observación de un cierto número de hechos relacionados con otras, no bien determinadas hasta ahora, cuyo conocimiento acaso no careciera de interés. Tales son los motivos que nos indujeron á dar á conocer el resultado de aquellas observaciones.

Mas el deseo de conocer por propia experiencia los resultados obtenidos mediante el empleo de los métodos y procedimientos técnicos de que se sirvieron, especialmente en estos últimos tiempos, los autores que de la estructura del sistema nervioso de los hirudíneos se ocuparon, y con objeto de poder apreciar por nosotros mismos el valor de los hechos observados y la razón de las interpretaciones frecuentemente diversas y aun á veces opuestas ó contrarias, dadas á fenómenos semejantes, análogos ó idénticos, en cada caso particular, hemos ensayado la mayor parte de los métodos considerados como clásicos para la impregnación ó coloración selectiva de los elementos nerviosos en los animales invertebrados. Y como los resultados obtenidos pueden variar y varian, en efecto, en cada uno de ellos, especialmente en el del nitrato de plata reducido de Cajal según los fijadores empleados, los agentes que se hacen intervenir y la manera de actuar, según las circunstancias en que se los emplee, aun cuando se trata de métodos perfectamente conocidos y descritos, creemos conveniente hacer aquí breve reseña de los procedimientos que hemos seguido, con el fin de que se pueda juzgar con acierto de las causas que en cada caso particular hayan podido determinar ó influir sobre los resultados observados.

No juzgamos necesario entrar en pormenores respecto del empleo de los llamados métodos generales de coloración de que hemos hecho uso; aparte de ciertos datos de positiva utilidad, relacionados con la distribución de las células nerviosas y del elemento conjuntivo en los ganglios de los hirudíneos, suministrados por algunas fórmulas de hematoxilina, especialmente por la ferruginosa de Heidenhain, y por ciertos colores de anilina (fuchsina, tionina, etc.), puede decirse que aquellos métodos apenas tienen importancia para el estudio de la estructura íntima, tanto de

los centros nerviosos como de los conductores periféricos, por cuya razón nos limitaremos á reseñar los llamados métodos especiales.

Método de Nissl.—Casi constantemente hemos seguido el proceder simplificado que aconseja el Dr. Cajal, mucho más sencillo que el propuesto por el ilustre sabio cuyo nombre lleva, que suministra tan buenos resultados como aquél y que puede resumirse en los términos siguientes: Previa fijación é induración en alcohol de 40° ó absoluto é inclusión subsiguiente en celoidina, practicamos cortes delgados que teñimos, haciéndolos permanecer durante diez ó quince minutos en una solución saturada ó muy concentrada de tionina ó de azul de metileno; transcurrido este tiempo, los lavamos en alcohol absoluto hasta que adquieran un color azul pálido, aclarándolos después en esencia de bergamota ó xilol y montándolos, por último, según los procederes corrientes, en resina damar ó en bálsamo del Canadá disuelto en xilol.

Este método, que es de una constancia absoluta, nos ha dado excelentes resultados para determinar la distribución y caracteres generales de las células nerviosas. Mediante su empleo, hemos comprobado que, como el método del nitrato de plata reducido demuestra, las células nerviosas ocupan constantemente en los ganglios de los hirudíneos una zona periférica respecto del núcleo denominado substancia plexiforme ó neuropilo; la posición, forma y constitución de ciertos ganglios situados, ya en la cabeza, delante del anillo periesofágico, ya en otros puntos del cuerpo, que el método de Cajal nos había revelado, y otros varios detalles de estructura del sistema nervioso que indicaremos oportunamente.

Método de Golgi.—Siempre empleamos el llamado *método rápido* de Golgi modificado por Cajal, que ofrece, sin duda alguna, ventajas positivas que le hacen justamente preferible, especialmente en el estudio de los invertebrados. Como el procedimiento es de todos conocido por las descripciones que de él ha dado el sabio histólogo español y teniendo en cuenta que nada nuevo podríamos aportar, puesto que nosotros lo usamos según las enseñanzas directamente recibidas de aquél, no creemos necesario detenernos en su descripción.

A pesar de la inconstancia, que constituye el principal defecto de este método, más acentuada en la impregnación de los elementos residentes en el interior de las masas ganglionares centrales que en la de los periféricos, hemos logrado comprobar gran parte de los resultados obtenidos mediante su empleo por Havet, Lenhossék y Retzius en los hirudíneos y en los anélidos en general, tanto en lo que se refiere á las células ganglionares y sus expansiones, como á las sensitivas de la piel, y observar algunos datos interesantes sobre la terminación de las fibras nerviosas en el epitelio intestinal. Sin embargo, conviene advertir que nues-

tros ensayos con este método han recaído principalmente sobre el *Hirudo medicinalis* y el *Hæmopis sanguisuga*, que no parecen ser las especies más favorables para su empleo, sobre todo para el estudio de los corpúsculos ganglionares.

Método de Ehrlich. — El proceder que en general seguimos para la impregnación de los tejidos vivos por el azul de metileno difiere poco del empleado por Retzius en el estudio del sistema nervioso central del *Hirudo* y el *Aulastomum*. Inyectamos en la cavidad del cuerpo una buena cantidad de disolución de azul de metileno «nach Ehrlich» al 0'2; 0'1 ó 0'05 por 100, dejando al animal con relativa libertad durante diez, quince ó veinte minutos. Transcurrido este tiempo, le fijamos por medio de unos alfileres con el dorso para arriba, le abrimos con unas tijeras por la línea media dorsal y ponemos al descubierto la cadena ganglionar infraintestinal, procurando que los ganglios conserven su posición y relaciones más importantes; con una aguja fina rasgamos, encima de cada ganglio, el estuche pigmentario que envuelve la cadena, dejando de este modo los ganglios al descubierto, impregnados en el líquido colorante inyectado, de modo que apenas los cubre; colocamos el animal así preparado en una cámara húmeda, rociando de tiempo en tiempo la cadena ganglionar con algunas gotas de la solución colorante, moviendo un poco los ganglios para que el aire ambiente les bañe por todas partes. Los ganglios conservan su color blanco ó blanquecino durante bastante tiempo, pero al cabo de una hora ú hora y media principian á tomar un tinte ligeramente azulado que va poco á poco acentuándose. Cuando esto sucede, están ya teñidas una gran parte de fibras que pueden estudiarse, como lo hemos hecho nosotros, sin previa fijación; y como entonces las células ganglionares casi no están aún teñidas, se puede seguir perfectamente el curso de aquéllas. Hacia las dos horas ó dos y media, la impregnación es completa: células y fibras están teñidas y aun pueden observarse, en fresco, coloreados en azul pálido, los tabiques que separan las células ganglionares en paquetes ó lóbulos; pero estos tabiques pierden casi por completo su color por la acción de los medios fijadores, hasta tal punto que siendo facilísimo estudiarlos en fresco, apenas pueden reconocerse ó no se reconocen después de la fijación.

Para teñir los plexos intestinales procedemos del modo siguiente: previa inyección de la substancia colorante (solución de 0'05 ó 0'15 por 100), abrimos el animal como en el caso anterior, pero cuidando de no romper el intestino, el cual es, en parte, aislado lateralmente; inyectamos en el interior cierta cantidad de la misma solución, aunque sin llenarle por completo, y se le humedece por fuera con el mismo líquido. A las dos horas, por término medio, está perfectamente teñido el plexo nervioso

con sus correspondientes células, pudiendo estudiarse en fresco y en preparaciones definitivas después de fijación, que hemos hecho con el picrato y molibdato amónico aconsejados al efecto.

Cuando la impregnación ha alcanzado la intensidad apetecida, levantamos la cadena ganglionar y la colocamos en solución acuosa saturada de picrato amónico solo ó adicionado de ácido ósmico, como aconseja Dogiel, donde permanece de seis á doce horas, ó en solución de molibdato amónico al 6 ó 7 por 100 durante doce á veinticuatro horas. Muchas veces hemos dividido la cadena en dos mitades, colocando cada una en uno de los dos fijadores, con objeto de comparar después los resultados. Las porciones tratadas por el picrato amónico las conservamos en glicerina mezclada á partes iguales del líquido fijador ó saturada de picrato. Las tratadas por el molibdato amónico las lavamos profusamente en agua destilada, las deshidratamos con alcohol absoluto y las montamos, previo aplastamiento de los ganglios, en damar al xilol.

En ganglios tratados por este último procedimiento hemos practicado cortes, previo englobamiento superficial en parafina, que recogemos en alcohol y montamos del mismo modo que los trozos de la cadena.

En cuanto al intestino, las porciones fijadas en el picrato las hemos montado, extendidas convenientemente, en glicerina con picrato amónico. Las fijadas con el molibdato las extendemos cuidadosamente sobre un corcho después de lavadas, deshidratándolas así extendidas, con lo cual hemos obtenido preparaciones sumamente delgadas y perfectamente extendidas, montadas en resina damar ó bálsamo al xilol.

Otras veces, después de hecha la impregnación en vivo, cortamos transversalmente trozos del animal (Hirudo, Hæmopis, etc.), los fijamos en molibdato, los lavamos y deshidratamos como de ordinario y practicamos cortes entre trozos de médula de sauco, cortes que recogemos en alcohol y montamos en damar ó bálsamo.

Este método (del azul de metileno) nos ha dado excelentes resultados en todos los casos. Las observaciones hechas en fresco (sin fijación previa) son las que mayor claridad y limpieza presentan. Las preparaciones fijadas por el picrato adquieren gran transparencia, pero las fibrillas aparecen más pálidas y granulosas y además los ganglios, bastante reblandecidos, se deforman mucho y se rompen si se los comprime demasiado. El molibdato amónico no hace granulosas las fibras, apenas quita intensidad á la reacción y en general presentan bastante transparencia las preparaciones para poder reconocer con entera claridad todo el espesor de los ganglios, que casi siempre ofrecen un fondo completamente claro y á lo más ligeramente azulado.

Método de Apathy al azul de metileno.—Con toda minuciosidad hemos

seguido las reglas indicadas por el autor (1) en su notable trabajo dedicado á este método de coloración, operando sobre *Hirudo*, *Limnatis* y *Hæmopis*, procediendo con todos de la misma manera. En cuanto á la *Pontobdella*, no la hemos sometido á este método porque los ejemplares recibidos (2) fueron dedicados á experiencias con el método ordinario del azul de metileno y el del nitrato de plata reducido. En la ejecución de aquél nos hemos servido de la solución de azul de metileno al 1 por 1.000, obrando durante diez, quince y veinte minutos, y de la más débil al 0'1 por 1.000, durante una á dos horas. Con ó sin lavado previo, hemos colocado después las piezas en la solución de picrato amónico amoniacal aconsejada por el autor (solución saturada de picrato amónico, 100 cent. cúb., y amoníaco concentrado, V gotas), donde han permanecido de dos á ocho horas, pasándolas luego á la glicerina adicionada de 50 por 100 de picrato amónico. De este líquido, en el que permanecen algunas horas, las hemos trasladado á la mezcla de glicerina, solución de azúcar y de goma arábiga, saturada de picrato amónico en las proporciones indicadas por el autor, en cuya mezcla las hemos conservado también, teniendo presentes en todos los casos sus indicaciones respecto de cantidad de líquido, permanencia en ellos, etc.

Mas sin duda, por no haber ejecutado con exactitud alguna de las relativamente numerosas, y al parecer delicadas manipulaciones que el método exige, ó por falta de habilidad manual, es lo cierto que nuestras preparaciones hechas por este método casi no ofrecen diferencias apreciables con las obtenidas por el método ordinario antes descrito con la fijación por el picrato amónico. A decir verdad, con el picrato amónico amoniacal de Apathy, la reacción, de análogo aspecto violáceo con tonos amarillentos, nos ha parecido algunas veces un poco más granulosa que por el método ordinario, y desde luego son muy inferiores á las obtenidas mediante la fijación por el molibdato amónico é infinitamente menos demostrativas que las estudiadas en fresco, sin fijación ulterior.

Hemos practicado, asimismo, las indicaciones y modificaciones introducidas por el mismo autor, consignadas en un suplemento (3) al citado trabajo, sin que por este medio hayamos logrado ventajas apreciables.

(1) *Apathy (Stefan)*: Erfahrungen in der Behandlung des Nervensystems für histologische Zweck. I. Mittheilung: Methylenblau (*Zeitschr. f. wissensch. Mikrosk.* Band 9, 1892).

(2) Nos complacemos en consignar aquí el testimonio de nuestra gratitud á los Sres. D. José Rioja y D. Luis Alaejos, Director y Ayudante respectivamente de la Estación de Biología marítima de Santander, que nos han enviado, en condiciones inmejorables, los ejemplares de la *Pontobdella muricata*, utilizados para este estudio.

(3) *Apathy (Stefan)*: Nachträge zu meinem Artikel über Methylenblaufärbug. (*Zeitschr. für Wissensch. Mikroskopie*, Bd. IX, 1892).

UNIV. OF CALIFORNIA

Método del cloruro de oro, de Apathy.—Muy numerosos ensayos hemos realizado con propósito de teñir las neurofibrillas por este método, que tan excelentes resultados parece haber dado á su autor; mas como las primeras tentativas no nos diesen resultado alguno satisfactorio, y temiendo que la causa de los repetidos fracasos dependiese de algún descuido en las manipulaciones que se debieran practicar, procuramos seguir con la mayor exactitud posible las indicaciones técnicas tan extensa y minuciosamente expuestas por el sabio zoólogo húngaro en las numerosas páginas de su notable trabajo (1), que dedica á la descripción de sus métodos de impregnación por el cloruro de oro, especialmente la impregnación previa fijación de los objetos (Nachvergoldung). Hemos hecho la fijación de las dos maneras por él aconsejadas, empleando la solución acuosa de sublimado, que actúa ocho, diez y doce horas, y el alcohol sublimado durante dieciséis, veinte y veinticuatro horas respectivamente; luego lavamos haciendo permanecer los objetos de seis á ocho horas en alcohol yodado, para eliminar el sublimado, y después en alcohol absoluto hasta el día siguiente, en que las colocamos en solución alcohólica de yodo y yoduro potásico, donde permanecen hasta que toman color amarillo, de conformidad con lo prevenido por el autor, lavándolas, por fin, en alcohol absoluto para eliminar el yodo.

Aunque el autor aconseja la inclusión en celoidina ó parafina (cloroformo), nosotros hemos hecho uso siempre de esta última substancia con objeto de poder practicar cortes bastante delgados y evitar así los graves inconvenientes y defectos atribuídos por el autor á las observaciones sobre cortes algo gruesos. Así, en efecto, hemos podido obtener cortes sumamente finos, algunas veces acaso excesivamente delgados para las manipulaciones que ulteriormente han de experimentar. Estos cortes, pegados en el porta-objetos y mantenidos en agua durante algunas horas, ó tratados previo rápido lavado por la solución de ácido fórmico prescrita al efecto, lavando de nuevo, se someten durante veinticuatro horas, y en la obscuridad, á la acción de la solución de cloruro de oro (amarillo) al 1 por 100. Pasado este tiempo, y después de lavarlos rápidamente en agua, colocamos los porta objetos, con los cortes para abajo, en la solución de ácido fórmico al 1 por 100, á la acción directa de la luz solar, y con objeto de que ésta *bañe á los cortes por todos lados*, como se recomienda, hemos colocado dos espejos, uno debajo de la ancha cápsula en que están los cortes, y el otro formando con éste un ángulo conveniente para reflejar la luz por la parte opuesta á la dirección del sol. Así hemos aprovechado cuantas horas nos ha sido posible en los días claros

(1) *Apathy (S.)*: Loc. cit. págs. 718 á 784.

de invierno (único tiempo apropiado para estas experiencias, puesto que exigen temperaturas tan bajas como sea posible), prolongando la permanencia de los cortes en la solución ácida hasta las veinticuatro horas, pasadas las cuales, y previo lavado rápido en agua, montamos las preparaciones en bálsamo, glicerina ó goma.

Mas á pesar del esmero y constancia desplegados en estas pesquisas, no hemos sido más afortunados que Cajal y Tello, von Lenhossék y Held, van Gehuchten y Bethe, Retzius y otros; á costa de numerosos fracasos, hemos logrado alguna preparación de *Hirudo y Hæmopis*, en que se observan, vaga é incompletamente dibujadas, como dice Cajal (1), algunas neurofibrillas, especialmente en la substancia plexiforme; mas en el cuerpo celular aún resulta la reacción más imperfecta.

Sin duda alguna, tan repetidos fracasos en los resultados obtenidos mediante el empleo de este método, dependen principalmente de nuestra falta de habilidad y destreza; los métodos ideados por el eminente sabio húngaro, exigen, al parecer, condiciones especialísimas por parte del operador. Mas como el método ha fracasado igualmente en manos de los sabios antes citados, cuya pericia en estos asuntos es por todos justamente reconocida, es preciso pensar en otras causas de las cuales dependa la falta de éxito, inclinándonos á creer que ó el autor ha pasado por alto consignar alguna condición de tal importancia técnica, que sin ella no se realiza la impregnación de las neurofibrillas, ó acaso este método es tan inconstante que sólo por excepción se logran resultados favorables, dependientes quizás de variaciones quimico-fisiológicas de los ganglios actualmente indeterminables.

Método del nitrato de plata reducido, de Cajal.—Los resultados obtenidos mediante el empleo de este sencillo método en los hirudíneos, nos inducen á pensar que, como en otro lugar hemos manifestado, modificando la acción de las condiciones y elementos que le integran, es casi seguro que se logrará teñir el armazón neurofibrilar en una gran parte de los grupos de invertebrados. Sin emplear todas las fórmulas descritas por Cajal, y sin necesidad de recurrir á todas las variaciones de que cada una es susceptible, tarea que llevaremos á cabo en otra ocasión, hemos logrado impregnar con la más completa corrección tanto las neurofibrillas extracelulares de los ganglios de la cadena ventral, como las redes intracelulares, los plexos viscerales y musculares, multitud de ganglios y células simpáticas situadas en los distintos territorios orgánicos, así como la neuroglia y otros elementos que forman parte del sistema nervioso de estos animales. Y como algunos de estos datos técnicos pueden

(1) *Cajal (S. R.)*: L'hypothèse de la continuité d'Apathy, &. (*Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo IV, fasc. 1.° y 2.°).

ser útiles á quienes deseen emplear este método, nos atrevemos á dar una breve reseña, fijándonos preferentemente en las variaciones cuyo conocimiento puede reportar positivas ventajas, aun cuando en realidad poco ó nada nuevo hayamos de aportar á la técnica de este método, que ha sido descrita con toda precisión y exactitud por su ilustre autor, limitándonos, por lo tanto, á indicar, como al principio dijimos, las condiciones de su aplicación á los hirudíneos.

Nada hay, pues, que añadir á lo dicho por el Dr. Cajal respecto de la magnitud que han de tener los fragmentos sometidos á la acción de los reactivos empleados. Como regla general, deben medir de 2 á 4 milímetros; si pasan de 4 á 4 $^1/_2$ milímetros, ordinariamente no son penetrados por completo por las soluciones colorantes, y aunque en general pueden utilizarse algunas porciones próximas á los extremos, la central no suele impregnarse; y si son menores de 2 milímetros, el ennegrecimiento periférico suele inutilizar con frecuencia por completo las piezas, á no ser que dé la casualidad de hallarse un ganglio en el medio de la masa. Sin embargo, el excesivo ennegrecimiento periférico puede reducirse á un mínimum que permite estudiar casi todos los detalles de los elementos infracuticulares, como más adelante indicaremos.

Como reductor, nos hemos servido constantemente del líquido aconsejado por Cajal, formado de 100 gramos de agua, 5 á 10 de formol y 1 á 2 de ácido pirogálico ó hidroquinona, haciendo uso del primero más frecuentemente que de la segunda, aun cuando también ésta da buenos resultados, y en el cual permanecen las piezas durante veinticuatro horas.

Fórmula primera.—La fijación é impregnación simultáneas de los fragmentos en soluciones de nitrato de plata, siempre bastante concentradas (del 5 al 6 por 100), actuando de tres á cinco días en estufa á temperaturas comprendidas entre 34° y 37° centígrados, seguida de la acción del líquido reductor, previo lavado rápido en agua destilada, proporciona espléndidas preparaciones en que aparece perfectamente impregnado el armazón neurofibrilar intra y extracelular, tanto en los ganglios de la cadena ventral como en los nervios periféricos, elementos simpáticos, etcétera, del *Hirudo medicinalis*. De este modo fueron hechas las magníficas preparaciones que han servido al Dr. Cajal para sus investigaciones sobre este asunto, y de las que nosotros hemos tomado una gran parte de los datos que expondremos en este trabajo, gracias á la generosidad del ilustre sabio, que las ha puesto en absoluto á nuestra disposición, prestándonos así un servicio de gran valor, que sinceramente le agradecemos.

Pero el *Hirudo medicinalis* es el único gnathobdellido (de los que hemos podido proporcionarnos), en que esta primera fórmula del método

dé tan excelentes resultados (1). En el *Limnatis nilótica* y en el *Hæmopis sanguisuga* los resultados son menos constantes y también mucho menos satisfactorios, especialmente en la impregnación de las redes intracelulares, y en la *Dina Blaisei* apenas hemos conseguido reacción fibrilar en los pocos ejemplares sometidos á experiencia.

Aun en el *Hirudo*, los resultados obtenidos por este proceder no son siempre igualmente satisfactorios. Nuestro sabio maestro nos hizo notar desde el principio, y nosotros hemos comprobado repetidas veces, que en ciertos lotes de sanguijuelas recién adquiridos, y por tanto enteramente normales, es decir, sin haber sido sometidas deliberadamente á la influencia de ningún agente especial, se obtiene la impregnación de las neurofibrillas de manera satisfactoria en casi todos los ejemplares, mientras que en las de otros lotes, aparentemente en iguales condiciones, sólo por excepción se impregnan aquéllas; mas hasta el presente no hemos podido dedicar nuestra atención al estudio de las causas determinantes de esas variaciones. Tal vez influya poderosamente la composición del medio en que los diferentes individuos hayan vivido, análogamente á lo que sucede en las lombrices de tierra, en las que Boule ha observado diferencias semejantes en individuos procedentes de distintas localidades (2), siendo de creer que obedezcan á condiciones bioquímicas, dependientes de la composición del medio en que habitualmente viven.

En los Rhynchobdellidos este procedimiento da resultados aceptables, especialmente en la *Pontobdella muricata*, en la que se tiñen casi constantemente los elementos neurofibrilares intra y extracelulares, si bien la reacción se presenta granulosa, sobre todo en algunos puntos, en que parece que la substancia argentófila, en lugar de hallarse dispuesta formando hilos ó fibras, se presenta bajo la forma de granos diseminados más ó menos claramente alineados.

Fórmula segunda.—La fórmula segunda de Cajal, es decir, la impregnación en solución argéntica exactamente como en el caso anterior, pero previa fijación en alcohol de 40° ó absoluto durante veinticuatro horas y reducción subsiguiente en el líquido reductor citado, tiñe perfectamente los elementos neurofibrilares en la *Pontobdel a* y *Glossiphonia algira* y acaso en todos los Rhynchobdellidos; pero, en cambio, da escasos resultados en la impregnación de las fibras nerviosas de los Gnathobdellidos, en los cuales tiñe de pardo obscuro el protoplasma celular, pudiendo

(1) Hasta ahora no hemos podido conseguir ejemplares del *Hirudo troctina*, que vive en nuestra península, y en la que es de creer se obtengan análogos resultados.

(2) *Boule (L.)*: L'imprégnation des éléments nerveux du Lumbric par le nitrate d'argent. (*Le Nevraxe*, vol. IX, fasc. 8, 1907).

utilizarse con ventaja para el estudio de la distribución topográfica de los elementos constitutivos de los ganglios de la cadena. Pero esta fórmula tiene, en las especies de este último grupo, especialmente en el *Hæmopis*, la particularidad de teñir en color pardo, más ó menos obscuro, los tabiques ó vainas conjuntivas que rodean los ganglios y forman los folículos ó lóbulos en que están contenidas las células ganglionares.

Fórmula tercera.—Si en lugar del alcohol de 40° ó absoluto de la fórmula anterior empleamos como fijador el alcohol amoniacal (IV á X gotas de amoniaco concentrado por 100 gramos de alcohol absoluto) se obtienen, en general, resultandos más satisfactorios que con los procedimientos antes descritos, aunque muy distintos, según las especies, la concentración de las disoluciones y la duración de su acción sobre los tejidos. Por de pronto, la concentración de la disolución argéntica puede reducirse próximamente á la mitad (del 3 al 4 por 100), así como el tiempo de permanencia de las piezas en ella bajo la acción de la estufa. En general, cuando empleamos como líquido fijador el alcohol amoniacal, no solemos tener las piezas más de tres días en la estufa, si queremos impregnar las neurofibrillas. Con fijación en alcohol amoniacal (IV gotas por 100 centímetros cúbicos), solución de nitrato de plata al 4 por 100 y dos días de permanencia en estufa, hemos logrado preparaciones espléndidas de ganglios de *Hæmopis sanguisuga*, aun de las grandes masas ganglionares, en donde están correctamente teñidas las neurofibrillas, que sólo se presentan con alguna relativa palidez en la gran masa caudal; pero nada tiene de extraño que así sucediera, pues los trozos correspondientes median de 5 á 5 $^1/_2$ milímetros en ejemplares de gran tamaño.

Mientras la proporción del amoníaco no pasa de VI gotas por 100 centímetros cúbicos con dos á tres días de estufa, las neurofibrillas se tiñen casi constantemente en la mayor parte de los hirudíneos (*Pontobdella*, *Glossiphonia*, *Hirudo*, *Hæmopis*, *Limnatis*, *Dina*). En los Rhynchobdellidos hemos obtenido siempre excelentes impregnaciones neurofibrilares, no sólo en los ganglios de la cadena ventral, sino en los plexos viscerales y musculares, modificando ligeramente la permanencia en la estufa; para la *Pontobdella muricata*; tres días ó tres y medio, la *Glossiphonia biocullata?*, hasta cuatro días, la *Gl. algira* y la *Gl. marginata?* dos días, ó á lo más dos y medio. En los Gnathobdellidos, los resultados son más variables; en el *Hirudo*, como ya anteriormente hemos indicado, la reacción neurofibrilar, más constante, sin duda, que con la fórmula primera, es, sin embargo, algo menos intensa; pero, en cambio, el protoplasma celular se pone parduzco y principia á teñirse la neuroglia y, por tanto, se pueden estudiar perfectamente las relaciones de los distintos elementos constitutivos de los ganglios; en el *Hæmopis* y *Limna-*

tis, la tinción de las neurofibrillas es espléndida, análoga á la que se obtiene en el *Hirudo* mediante el empleo de la fórmula primera, y además es de una constancia absoluta. Con un poco de hábito se pueden obtener, en los cortes de los ganglios de la cadena, imágenes en las cuales el fondo es completamente blanco ó ligeramente amarillento, y los elementos fibrilares de color castaño obscuro ó completamente negro, como puede verse en algunas de nuestras microfotografías.

Mas si la proporción de amoníaco se eleva ó hace subir de VIII gotas por 100, ya no aparece en el *Hirudo* más que alguno que otro retículo intracelular; de los elementos fibrilares extracelulares apenas si se tiñen algunas porciones, quedando el fondo de los ganglios de un color grisáceo, en el que se dibujan vagamente los cuerpos celulares y alguno que otro elemento neurofibrilar; pero, en cambio, aparecen, tanto en los contornos de los ganglios como en los tabiques que separan los lóbulos ó folículos celulares y las dos mitades de los ganglios, unas hermosas redes formadas por fibras relativamente espesas de color café ó castaño obscuro, que en ningún modo pueden confundirse con los elementos nerviosos, ni por su morfología, ni por su estructura, ni por su distribución: son fibras de neuroglia análogas á las descritas por Cajal y Boule en el *Lumbricus*, como más adelante indicaremos. En otros Gnatobdellidos (Hæmopis, Limnatis), la impregnación del elemento neurofibrilar no resulta favorecida, sino acaso perjudicada con el aumento de la proporción de amoníaco; la neuroglia se tiñe también de color café más ó menos obscuro, según la duración de la estancia en la estufa y la temperatura de ésta. En la *Dina* es tan acentuado el ennegrecimiento que se obtiene mediante este proceder, que dificulta en alto grado su estudio.

Para practicar cortes de las piezas teñidas por este método, hemos hecho uso de la inclusión en celoidina y en parafina; con esta última hemos obtenido cortes delgados, que sólo son utilizables para el estudio de detalles de los retículos endocelulares, aun cuando en realidad no ofrecen ventajas sobre los ejecutados en celoidina. Mas para seguir el curso de las fibrillas á través de los ganglios ó en el seno de los tejidos, son de absoluta necesidad cortes un poco espesos, pues en los finos las fibras resultan varias veces cortadas en las numerosas y amplias curvas que en su marcha describen, haciéndose casi imposible seguirlas durante algún trayecto.

Por uno y otro medio hemos practicado series de cortes que comprenden los ganglios completos, tanto en secciones transversales como horizontales y sagitales, en las que pueden estudiarse cómodamente las disposiciones anatómicas reveladas por este precioso método.

Por último, hemos sometido cortes de piezas impregnadas por el ni-

trato de plata reducido á la acción de algunos de los métodos comunes de coloración, como la tionina, el azul de metileno, etc., por cuyo medio se obtienen preparaciones muy instructivas, utilizables especialmente en el estudio de las relaciones del armazón fibrilar intrasomático con los demás elementos constitutivos de las células nerviosas.

Finalmente, y para terminar esta especie de introducción, cumple á nuestro propósito consignar aquí el testimonio de nuestra sincera gratitud al Dr. Cajal, quien, á más de su valiosísima cooperación científica, nos ha prestado su rica colección de magníficas preparaciones del *Hirudo medicinalis*, hechas con el método del nitrato de plata reducido, de las cuales hemos tomado muchos de los datos que figuran en este trabajo.

II

RESUMEN DE LA MORFOLOGÍA GENERAL DEL SISTEMA NERVIOSO DE LOS HIRUDÍNEOS

Siendo nuestro único ó principal objeto, según ya dejamos indicado, dar á conocer los resultados obtenidos mediante la aplicación del método del nitrato de plata reducido á la impregnación del sistema nervioso de los hirudíneos, y compararlos con los consignados por los autores que se sirvieron de otros métodos, especialmente los considerados como clásicos, no juzgamos necesario detenernos en el estudio detallado de la morfología general de dicho sistema en el grupo de que especialmente hemos de ocuparnos, estudio que nos alejaría por completo de nuestro propósito y que, por otra parte, no reportaría utilidad alguna, puesto que está hecho magistralmente en los trabajos de Brant, Leydig, Hermann, François, Rohde, Biedermann y otros eminentes histólogos, á cuyas obras remitimos á quienes deseen datos más amplios y concretos sobre este interesante asunto.

Así, pues, nos limitaremos á hacer una breve reseña de los centros y aparatos nerviosos sobre los que principalmente han recaído nuestras investigaciones, más bien con el fin de fijar la significación de algunos términos y conceptos de que en lo sucesivo haremos frecuente uso, que con el de aportar nuevos datos á los consignados en las obras de los sabios antes citados, en las cuales está perfectamente descrito dicho sistema, y apenas si podría agregarse alguna observación importante en lo concerniente á su morfología general.

Entendiendo perfectamente justificado el criterio universalmente establecido de considerar el sistema nervioso dividido para su estudio en tres partes, generalmente consideradas como distintas, el sistema nervioso cen-

tral, el simpático y el sensitivo, lo adoptamos sin restricción alguna para la metódica exposición de nuestras observaciones. Mas como aún trabajamos para determinar con más exactitud las condiciones de aplicación del método del nitrato de plata reducido en la impregnación de los órganos sensitivos periféricos, no sólo en los hirudíneos, sino en los invertebrados en general, prescindimos por ahora de esa importante parte del sistema nervioso para ocuparnos de ella especialmente, tan pronto como hayamos logrado vencer algunas dificultades técnicas, referentes principalmente al ennegrecimiento excesivo de las zonas periféricas de los objetos sometidos á experiencia, quedando, por tanto, limitado nuestro plan al estudio de la cadena ganglionar, de los nervios periféricos con los ganglios accesorios á ellos anejos, los ganglios, nervios y plexos viscerales, con algunas consideraciones sobre las terminaciones nerviosas en los músculos, en las paredes del aparato digestivo y en otros órganos internos.

A. — Cadena ganglionar.

Sabido es de todos que el comunmente llamado sistema nervioso central en los hirudíneos, en los que alcanza un alto grado de complicación comparable con el de los anélidos, está esencialmente constituído, como en éstos, por las masas ganglionares y comisuras que forman el anillo periesofágico y la cadena nerviosa infra-intestinal, compuesta de cierto número de ganglios escalonados, reunidos entre sí por conectivos ó comisuras longitudinales. Estos conectivos ó comisuras están formados por la yuxtaposición de dos cordones primitivos muy aproximados uno al otro en la línea media, cada uno de los cuales contiene en su interior un manojo de fibras nerviosas, y un tercer cordón impar (descrito por Faivre y Leydig) situado en la línea media, en la parte inferior del espacio comprendido entre los otros dos, cordón que probablemente corresponde, en opinión de la generalidad de los anatómicos, al cordón impar descrito por Newport en los insectos.

Las distancias que median entre unos y otros ganglios, y por tanto la longitud de los conectivos que los unen, son bastante diferentes no ya tan sólo en las diversas especies y en los individuos de diferente talla de una misma, sino también en el mismo individuo en relación con la región del cuerpo á que corresponden. Prescindiendo de las masas supra é infra-esofágica, que ofrecen entre sí relaciones especiales muy distintas de los restantes ganglios, obsérvanse en éstas diferencias bien apreciables en cuanto á los espacios que separan unos de otros: los medios están más separados que los anteriores y posteriores, como si tuviesen tendencia á

agruparse naturalmente en los extremos de la cadena, donde por la reunión de un cierto número de ellos, se han formado las masas cefálica y caudal. El tercer ganglio, ó sea el que sigue inmediatamente detrás del infra-esofágico, está colocado á muy corta distancia de éste, y entre los cuatro ó cinco últimos las distancias van progresivamente disminuyendo de delante á atrás de tal modo, que el penúltimo está poco más distante del caudal que el tercero del infra-esofágico.

En cuanto á los valores numéricos de las longitudes de esos cordones ó comisuras longitudinales interganglionares, prescindimos de ocuparnos de ellos aquí, porque no influyen ni poco ni mucho en el objeto que nos hemos propuesto exponer, y también porque, al menos para algunas formas, ha sido ya perfectamente estudiado, á veces con escrupulosa minuciosidad, como lo hizo Vaillant para el género Pontobdella (1).

El número de ganglios de la cadena es algo variable, no sólo en las distintas especies, sino en una misma, aunque dentro de límites muy reducidos. Ordinariamente existen 23, uno en cada segmento interno verdadero del animal, los cuales pueden distribuirse, procediendo de delante á atrás, del modo siguiente: uno supra-esofágico ó cerebroide, otro infra-esofágico, 20 ordinarios colocados á continuación de éste, y otro caudal ó anal que termina la cadena. En algunos Rhynchobdellidos, sin embargo, el número de éstos se eleva á 24, como sucede en la *Pontobdella muricata* y en la *Glossiphonia* (Batracobdella) *algira*, en la cual observó Viguier (2) y hemos comprobado nosotros, la existencia de 21 ganglios intermedios que, con las dos masas cefálicas y la caudal, componen el número indicado. En algunos Gnathobdellidos (*Hirudo medicinalis* y *Hœmopis sanguisuga*) en que normalmente existen 23, es decir, el tipo ordinario, como generalmente se reconoce, hemos hallado con bastante frecuencia un total de 24, y á este mismo número ascienden también los enumerados por el profesor Gustav Retzius con ocasión de indicar los nervios que de cada uno nacen, pues cuenta 21 entre el supra-esofágico y el caudal, y aun cuando dice que en total existen 23 ganglios (3), hay que tener presente que el ilustre sabio sueco considera, á semejanza de Leydig y Hermann, las dos masas, supra é infra-esofágica, como constituyendo un solo ganglio, el ganglio peri-esofágico, en el que nosotros hemos considerado dos masas distintas.

Ese aumento en el número de ganglios parece realizarse á expensas

(1) *Vaillant:* Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdella. (*Ann. de Sc. nat.*, 5ª serie, t. XIII, 1870).

(2) *Viguier (Dr. Camille):* Memoire sur l'organisation de la Batracobdelle. (*Arch. de Zool. exper. et generale*, t. VIII, 1879-1880).

(3) *Retzius (Prof. Gustav):* Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Würmer (*Biol. Unters.*, *Neue-Folge*, Bd. 2, 1891).

de la masa caudal, de cuya parte anterior se destacaría uno de los lóbulos ó masas componentes, originándose así un pequeño ganglio independiente, cuya forma, tamaño y posición apenas difiere aparentemente de los que inmediatamente le preceden, de tal modo que, como no sea contándolos, no es fácil darse cuenta del aumento. Mas no hemos podido comprobar si en estos casos el ganglio caudal continuará formado por el mismo número típico de pequeñas masas ó si, por el contrario, habrá una disminución en el número de éstas correspondiente á la separación de la anterior, en cuyo caso el hecho puede interpretarse como simple desplazamiento de uno de los elementos integrantes de la gran masa caudal, desplazamiento que contribuiría á demostrar la fusión de elementos que hubiesen sido independientes en antepasados más ó menos remotos de estas formas actuales.

A excepción de las dos grandes masas ganglionares anteriores (supra é infra-esofágica) y la terminal (ganglio caudal ó anal), todos los demás ganglios de la cadena presentan entre sí grandes semejanzas : son, por lo general, en los Gnathobdellidos (Hirudo, Hæmopis, Limnatis, etc.), masas discoidales ó, mejor aún, lenticulares, como dice Retzius, en cuya superficie se observan algunos ligeros surcos y abultamientos que les dan el aspecto lobulado denominado folicular por Leydig, y que está en relación con la distribución de las células que contienen. En los Rhynchobdellidos, especialmente en la *Pontobdella muricata* y en los Clepsinidos de cuerpo ancho, los ganglios suelen perder la forma lenticular, acortándose en el sentido antero-posterior y ensanchándose en el transversal (fig. 1). Mas aun cuando esos ganglios ofrecen grandes semejanzas, presentan diferencias bien apreciables que no permiten considerarlos como idénticos. En efecto, el primero de ellos, es decir, el que sigue inmediatamente al infra-esofágico, es muy pequeño en comparación con los demás y presenta diferencias morfológicas y estructurales, sobre algunas de las cuales fijó su atención el ilustre sabio profesor Retzius, y sobre las que oportunamente insistiremos; el penúltimo, esto es, el que precede al caudal, es también muy pequeño y ofrece con los del medio de la cadena diferencias aún mayores que el primero ó post-infra-esofágico. Los 18 restantes (ó 19 si hay 24) presentan mayores analogías ó semejanzas entre sí, hasta el punto de que algunos autores los consideran como idénticos; mas á poco que se fije la atención en ellos se observará que no lo son ni por el tamaño ni por la forma, y sin duda alguna difieren aún más por su estructura y composición. En los Gnathobdellidos, los anteriores son mayores y más redondeados, verdaderamente lenticulares, mientras que los posteriores, especialmente los cuatro ó cinco últimos, son más prolongados en el sentido antero-posterior, más pequeños que los anterio-

res y su tamaño decrece á medida que van siendo más posteriores, de tal modo que el antepenúltimo, aun cuando algo mayor que el penúltimo, es casi tan pequeño como él. A estos 18 ó 19 ganglios, situados en la parte media de la cadena, los designaremos en lo sucesivo *ganglios medios* ó *intermedios*, para distinguirlos, tanto de las grandes masas extremas como de los pequeños ganglios post-infra-esofágico y precaudal.

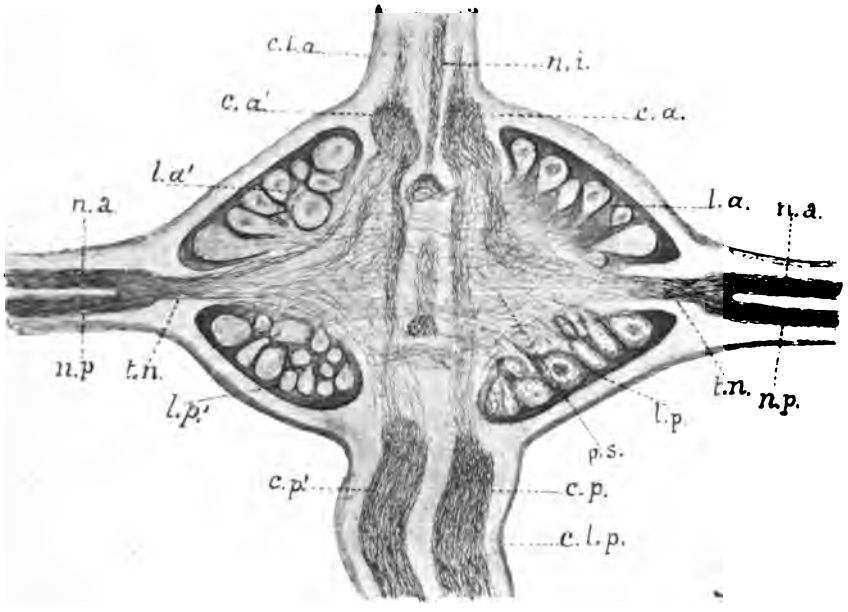


Fig. 1. — Corte horizontal de un ganglio medio de la cadena de la *Pontobdella muricata*. — *c. l. a*, Comisura longitudinal anterior; *n. i.*, Fibras del manojo comisural central ó cordón impar; *c. a'.* y *c. a'.*, Manojos de fibras cordonales, anteriores, derecho é izquierdo; *l. a.* y *l. a'.*, Lóbulos ó focos celulares, laterales, anteriores, derecho é izquierdo; *l. p.* y *l. p'.*, Idem posteriores derecho é izquierdo; *t. n.* y *t. n'.*, Manojos que forman en cada lado la única raíz nerviosa, de la cual nacen, por bifurcación á su salida del ganglio, dos ramas, una anterior (*n. a.*), y otra posterior (*n. p.*) que forman el origen de los nervios periféricos; *p. s.*, Substancia plexiforme; *c. l. p.*, Comisura longitudinal posterior; *c. p.* y *c. p'.*, Manojos cordonales posteriores, derecho é izquierdo.

En cuanto á las masas ganglionares cefálicas, difieren de tal manera entre sí y de los otros ganglios, tanto por su situación, por su forma y estructura, que no cabe ni aun para los profanos la más remota probabilidad de confusión respecto de su posición topográfica ni de su significación morfológica.

Aunque acaso no fuese necesario, juzgamos conveniente manifestar que consideramos las dos masas cefálicas, supra é infra-esofágica de la cadena nerviosa como dos ganglios distintos reunidos entre sí, exacta-

mente como los otros, por los correspondientes cordones longitudinales, los cuales se han separado uno de otro en la línea media para dar paso al esófago, constituyendo así las comisuras laterales del anillo peri-esofágico.

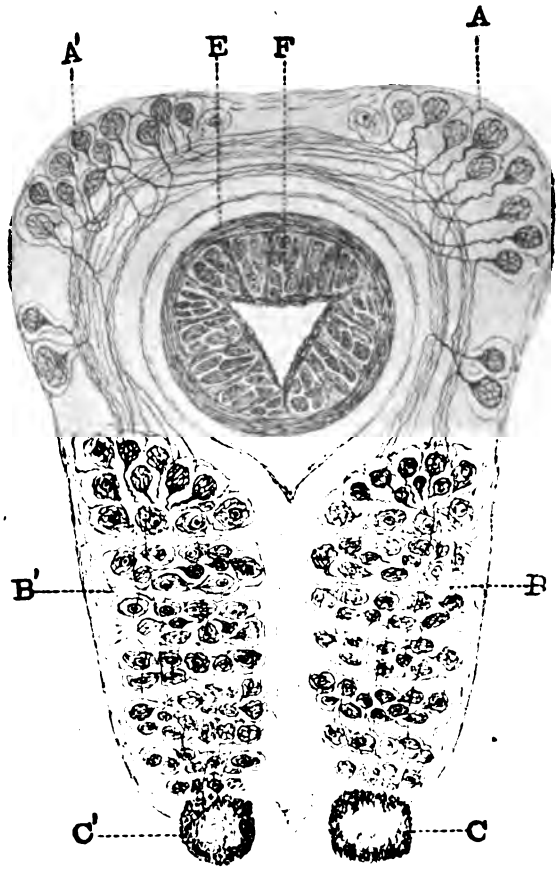
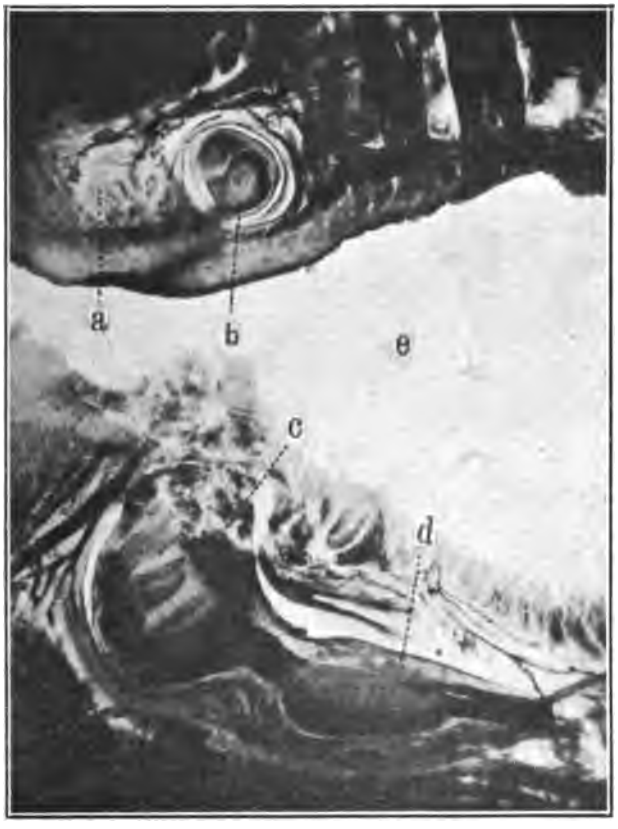


Fig. 2.—Corte transversal del esófago y el anillo nervioso peri-esofágico del *Hirudo medicinalis* (figura algo esquemática). — A, A', Masas laterales del ganglio cerebroide ó supra-esofágico unidas por una comisura transversa; B, B', Mitades derecha é izquierda del ganglio infra-esofágico que se unen á las correspondientes del cerebroide por las comisuras laterales; C, C', Secciones de los cordones longitudinales que unen el ganglio infra-esofágico al siguiente; E, Capa de fibras musculares circulares del esófago; F, Idem longitudinales de ídem, en cuyo centro se ve un orificio triangular, que es la luz del esófago.

El ganglio cerebroide, que algunos autores denominan también *cerebro*, aunque con evidente impropiedad, está formado de dos gruesas masas laterales multilobuladas (fig. 2, AA' y fig. 4, *d*), de forma semilunar, que se aproximan una á otra en la línea media por sus ángulos internos

eunen íntimamente entre sí, formando una especie de comisura ersa, de sección casi circular ó ligeramente elíptica (fig. 3, *b* 5, *a*), de estructura muy complicada. De sus ángulos infero-ex- emergen las comisuras laterales (fig. 4, *c*), que, rodeando el esó-



-Microfotografía de un corte sagital de la cabeza del *Hirudo medicinalis* en ón del anillo peri-esofágico. (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. nú- 2, long. 57 cm.). — *a*, Emplazamiento del ganglio precefaloideo; *b*, Sección l del ganglio cerebroide muy cerca del plano medio; *c*, Ganglio infra esofá- ue se une al siguiente (*d*) por la comisura longitudinal; *e*, Luz del esófago ensanchamiento que presenta detrás del anillo nervioso.

da una de su lado, se dirigen al ganglio infra-esofágico, en el netran por sus ángulos supero externos. Las caras superior, an- laterales de estas masas nerviosas presentan abultamiento ó lo- nes, en general no muy acentuadas (salvo en el origen de los ner- ue corresponden, como veremos al ocuparnos de su estructura, á pación y distribución de los grupos celulares.

El ganglio infra-esofágico, el mayor de los que componen la cadena nerviosa, sobre todo en los Gnathobdellidos, está formado también (figura 2, BB′ y fig. 4, *a*) de dos mitades simétricas, de forma irregular, reunidas en el plano medio, formando una sola masa ancha en la parte superior, estrechada en la inferior, una de cuyas caras es continuación de

Fig. 4. — Microfotografía de un corte transversal de la cabeza del *Hæmopis san suga*, comprendiendo el esófago y gran parte del anillo nervioso que le rod (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. núm. 2, long. 57 cm.). — *a*, Gang infra-esofágico; *b*, Sección del esófago; *c*. Comisura lateral del anillo peri-eso gico; *d*, Porción lateral inferior del ganglio supra esofágico.

la superficie interna de la comisura peri-esofágica del mismo; su supe ficie externa presenta abultamientos separados por surcos más ó men profundos que, como en las otras masas, corresponden á la inserción, s bre la cubierta externa del ganglio, de tabiques membranosos que di den aquella gran masa en cierto número de elementos colocados unos

continuación de los otros, los cuales han sido justamente considerados como primitivos ganglios soldados en un solo cuerpo.

Los dos ganglios peri-esofágicos están casi verticalmente colocados uno sobre otro, de modo que se pueden obtener secciones transversales que comprendan el anillo completo; obsérvanse, sin embargo, algunas diferencias, aunque relativamente pequeñas, en las distintas especies: así en el *Hæmopis sanguisuga*, el ganglio cerebroide está colocado un poco más hacia adelante que en el *Hirudo medicinalis*, con respecto al infra-esofágico, como lo demuestran nuestras figuras 3 y 5, que representan microfotografías de cortes sagitales de esas dos especies, por cuya causa es relativamente fácil obtener en el *Hirudo* cortes transversales que comprendan los dos ganglios supra é infra-esofágico en toda su extensión (fig. 2), mientras que en el *Hæmopis* es difícil ó imposible conseguirlos.

El ganglio caudal, que es también muy voluminoso y de aspecto variable en las distintas especies, presenta, en general, forma elipsoidal, con el eje mayor constantemente dirigido en sentido antero-posterior y más ó menos deprimido, de manera que su anchura es siempre un poco mayor que su altura. La simple inspección de las microfotografías (figuras 6 y 7), que representan cortes sagitales de la región caudal del *Hirudo medicinalis* y *Hæmopis sanguisuga* respectivamente, dan idea clara de la forma y caracteres de esa masa ganglionar, así como de sus principales diferencias, y nos relevan de hacer de ella más extensa descripción, limitándonos á indicar que en los Rynchobdellidos, especialmente en los de cuerpo corto y ancho (muchos clepsinidos), este ganglio se acorta y ensancha proporcionalmente, como acontece con los demás de la cadena ventral. Su superficie externa es también mamelonada, folicular, presentando abultamientos limitados por surcos transversos, huellas de la segmentación interior en lóbulos correspondientes á los primitivos ganglios que la forman y que le dan cierta semejanza, aunque algo remota, con la masa ganglionar infra-esofágica. En aquélla como en ésta y en general en todos los ganglios de la cadena, los elementos correspondientes á cada lado están unidos por comisuras trasversas, de cuya estructura nos ocuparemos oportunamente.

De cada masa ganglionar nacen á derecha é izquierda nervios, cuyo número varía con el ganglio de que proceden, los cuales se ramifican en el segmento correspondiente del cuerpo del animal y por ellos caminan los conductores que salen del ganglio y los que en él penetran procedentes de los órganos periféricos, sensitivos y sensoriales. Tienen, pues, el carácter de nervios mixtos. Del cerebroide nacen tres pares de nervios que, dirigiéndose hacia adelante, se ramifican en el segmento anterior é

inervan los órganos de los sentidos allí colocados, los músculos de la piel y el disco ó ventosa cefálica cuando existe. En ciertos puntos del trayecto de estos nervios y sus ramificaciones principales hállanse emplazados pequeños ganglios accesorios de muy diversa importancia morfológica, puesto que es muy variado el número, volumen, etc., de los

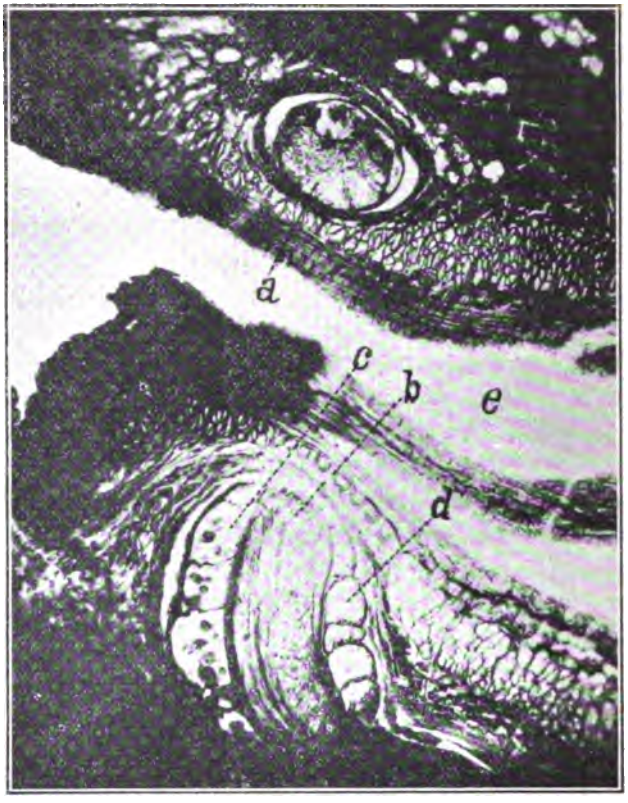


Fig. 5. — Microfotografía de un corte sagital de la cabeza del *Hœmopis sanguisuga* en la región del anillo peri-esofágico. (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. número 2, long. 55 cm.). — *a*, Sección sagital del ganglio cerebroide muy cerca del plano medio; *b*, Substancia plexiforme del ganglio infra esofágico; *c*, Masas celulares ventrales (aquí anteriores); *d*, Idem dorsales (posteriores en este ganglio); *e*, Luz del esófago.

corpúsculos que los forman; muy frecuentemente yacen en las bifurcaciones de los nervios ó sus principales ramas, pero los hay también, al parecer, en puntos en que no existe bifurcación.

Del ganglio *infra-esofágico* nacen numerosos pares de nervios, cinco, según unos autores, es decir, uno por cada ganglio primitivo de los que forman esta gran masa nerviosa; siete, según otros, porque dos pares

nacen entre éste y el cerebroide, circunstancia que ha debido influir no poco en que algunos autores consideren las dos masas peri-esofágicas, dorsal y ventral, como formando un solo ganglio, del cual nacen diez pares de nervios que inervan los órganos de los sentidos, los labios y mandíbulas, etc. Nuestras preparaciones demuestran que de cada lado del ganglio supra-esofágico nacen tres nervios, y siete, cuando menos, del infra-esofágico.

Los veinte que siguen á éste originan cada uno dos pares de nervios que se distribuyen á los órganos situados en el segmento correspondiente; pero mientras en los Gnathobdellidos nacen por raíces independientes desde el interior de los ganglios, en ciertos Rhinchobdellidos, como sucede en la *Pontobdella muricata*, los dos pares de nervios nacen de una sola raíz que al abandonar el ganglio se divide en dos troncos, uno anterior y otro posterior, como se ve en nuestra figura 1, que representa un corte horizontal de un ganglio medio de la cadena de la indicada especie. En realidad, puede decirse que en ésta cada ganglio origina un solo par de nervios que se bifurcan en el momento de su emergencia, continuando las dos ramas, anterior y posterior, muy próximas una á otra durante una parte de su trayecto y algunas veces reunidas en su origen por un tejido hialino, laxo, presentando el aspecto de un solo cordón más ó menos aplastado, en cuyo interior se destacan los dos paquetes ó manojos que constituyen los verdaderos nervios. No se comprenden bien los motivos que pudiese tener Vaillant para afirmar que haya pocos hirudíneos en que sea tan evidente como en las *Pontobdellas* el hecho de que cada ganglio de la cadena ventral dé origen, de cada lado, á dos nervios (1), puesto que en realidad es más evidente en otros géneros, especialmente en los Gnathobdellidos (Hirudo, Hæmopis, Limnatis, etc.), en los cuales los dos nervios procedentes de cada lado del ganglio nacen por raíces independientes, entre las cuales queda un gran espacio ocupado por células, y emergen, generalmente, á gran distancia uno de otro, aun cuando en algunos de los pequeños ganglios posteriores se hallan más próximos entre sí.

En las *Glossiphonias*, como en otros Rhinchobdellidos, nacen también de cada ganglio dos pares de nervios. En algunas especies, como sucede en el *Hirudo*, *Hæmopis* y otras, el penúltimo ganglio de la cadena, es decir, el que precede á la gran masa caudal, sólo da origen á un par de nervios, circunstancia que pone de manifiesto la analogía que existe entre los ganglios de la cadena y los lóbulos que forman la masa terminal, puesto que de ésta nacen igualmente un par de nervios por cada uno de

(1) *Vaillant*: Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdella. (*Ann. des Sc. nat.*, 5e serie, t. XIII, 1870).

los siete ganglios primitivos que la forman, y un nervio ó un par terminal que van á inervar el segmento posterior y la ventosa anal.

En ciertos puntos del trayecto de los nervios de que acabamos de hacer mención, existen, análogamente á lo que se observa en la cabeza, algunos pequeños ganglios accesorios ó suplementarios. Uno de éstos, de tamaño relativamente considerable, hemos hallado muy frecuentemente en la primera bifurcación del tronco nervioso anterior procedente de los ganglios medios de la cadena en el *Hirudo*, *Hæmopis* y *Pontobdella*, inclinándonos á creer que éste sea un carácter constante para todos los Hirudíneos, como ya supuso Vaillant (1) y algunos otros autores.

B.—Sistema simpático.

El sistema nervioso simpático ó visceral, descubierto por Brandt y descrito por la generalidad de los autores, está formado por nervios y plexos nerviosos que se extienden por las paredes del intestino y demás órganos viscerales. Numerosas células, ya aisladas y diseminadas, ya reunidas en grupos más ó menos numerosos, formando masas ganglionares, se hallan también en el trayecto de esos nervios y plexos, con los cuales tienen íntima relación. Ciertos de esos ganglios adquieren gran importancia, particularmente algunos situados en la cabeza de los Hirudíneos, y de muchos de los cuales hemos obtenido excelentes impregnaciones con el nitrato de plata reducido, por cuya razón habrán de formar también parte del objeto de este trabajo. Esta circunstancia, unida á la falta de precisión que se observa en la generalidad de las obras por nosotros consultadas respecto de este importante asunto, la mayoría de las cuales se limitan á indicar su existencia, nos obligan á hacer aquí algunas consideraciones, aunque sean brevísimas, y aun con riesgo de incurrir en alguna inexactitud por falta de datos más concretos, con objeto de fijar las ideas y evitar en lo sucesivo confusiones, si no errores, cuando de la descripción de su estructura y relaciones nos ocupemos.

Desde que Leydig describió en la sanguijuela común, con el nombre de *sistema nervioso simpático de la cabeza*, un grupo formado por varios ganglios situados por delante de la masa supra-esofágica, parece que no se hayan hecho estudios concretos y detenidos sobre este importante asunto, puesto que la generalidad de los autores, tanto de Zoología general como de Anatomía comparada, se refieren á lo expuesto por aquel ilustre sabio, limitándose, por lo general, á la sola indicación de la existencia de dichos ganglios, así como del sistema que forman; y aun

(1) *Vaillant:* Contribution à l'étude anatomique du genre Pontobdella *(Ann. des Sc. nat.*, 5e serie, t. XIII, 1870).

parece que hayan interpretado de distinta manera el concepto expresado por aquel eminente histólogo, como se deduce del contenido de algunas de las publicaciones aludidas, en lo que á este punto concreto se refiere.

MM. Carl Vogt y Emile Yung (1) consideran aquel sistema como formado por cierto número de pequeños ganglios situados á cada lado de la cabeza, en el trayecto de un nervio que se ramifica en la región mandibular, donde existen, además, otros muchos ganglios análogos. Así, al menos, se deduce del párrafo de su excelente obra de Anatomía compa-

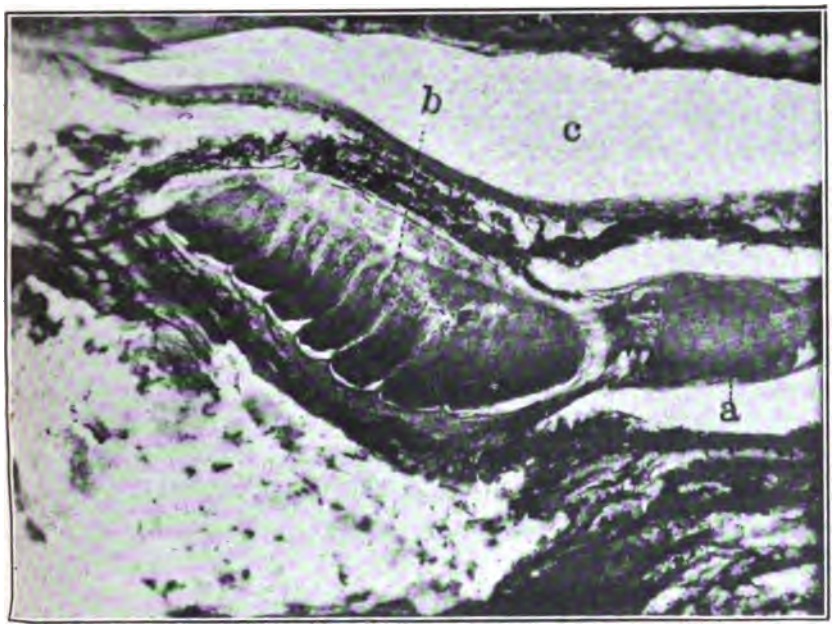


Fig. 6. — Microfotografía de un corte sagital de la extremidad posterior del *Hirudo medicinalis* al nivel del ganglio caudal. (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. número 2, long. 88 cm.).—*a*, Penúltimo ganglio de la cadena; *b*, Ganglio caudal; *c*, Luz del intestino cerca de su extremidad posterior.

rada dedicado á este asunto que copiamos á continuación: «De chaque côté (du cerveau), on constate l'existence de très petits ganglions accessoires se continuant en un nerf qui s'étale en se ramifiant sur la face dorsale des bourrelets des mâchoires où il montre encore plusieurs petits ganglios. C'est là ce que Leydig a decrit sous le nom de *système nerveux sympathique de la tête*».

Es, pues, evidente que, para estos sabios, el llamado por Leydig sim-

(1) *Vogt (Carl.)* et *Yung (Emile)*: Traité d'Anatomie comparée pratique. Paris, 1888.

pático de la cabeza está formado por *muy pequeños ganglios*, cuyo número no se expresa, y que pueden considerarse distribuídos en dos grupos relativamente distintos; unos situados de cada lado, delante del cerebro, en el trayecto de un nervio, ó acaso de un par de nervios que viniesen á anastomosarse en uno sólo, que después se ramifica por los rodetes mandibulares, y el otro grupo, formado por numerosos pequeños ganglios diseminados en las múltiples ramas de este último nervio en los indicados rodetes de las mandíbulas. Pero en la lámina correspondiente, á la que refieren estos datos, que es una «figura semiesquemática y reducida según un dibujo de Leydig», aparece aquel sistema representado por tres pequeños ganglios, de dimensiones aproximadamente iguales, situados longitudinalmente, en la límea media, de los cuales nacen filetes nerviosos que se ramifican, efectivamente, en los rodetes mandibulares, y además otros dos ganglios análogos á los precedentes situados uno de cada lado del más posterior de los tres anteriores; pero de éstos no parecen nacer fibras nerviosas, aun cuando cerca de ellos pasan, en dicha figura, algunas que van también á ramificarse, como las anteriores, en los rodetes mandibulares. Mas á juzgar por lo expuesto en el párrafo que dejamos transcrito, el sistema simpático descrito por Leydig en la cabeza de la sanguijuela, consta, además de los 5 ó 6 ganglios representados en la citada figura, de otros muchos diseminados en las ramificaciones del nervio ó nervios procedentes de aquéllos en los rodetes mandibulares.

El eminente naturalista austriaco Mr. C. Claus expone un concepto distinto en cierto modo del que acabamos de citar al ocuparse del mismo asunto, que expresa en los siguientes términos, que también copiamos para no exponernos á interpretar sus palabras con menos precisión ó exactitud. «Il existe en autre un *système nerveux visceral* découvert par Brandt, formé d'un nerf gastrique situé au-dessus et à côte de la chaine ganglionnaire, qui vient du cerveau et se ramifie sur les cœcums gastriques. Trois petits ganglions qui, chez la sangsue commune, sont situés devant le cerveau et qui envoient un plexus nerveux aux muscles des mâchaires et à l'esophage sont regardés par Leydig commc des renflements des nerfs du cerveau et président peut être aux mouvement de deglution» (1). La figura á que se refiere en el texto, que representa el sistema nervioso de la extremidad anterior del *Hirudo medicinalis*, es tomada de Leydig, y tan semejante á la de Vogt y Yung, que bien pueden considerarse como idénticas. Edmond Perrier (2) reproduce también la misma figura (según Leydig) representada por Claus. Aun cuando este

(1) *Claus (C.)*: Traité de Zoologie, 2e édit. franç., trad. de l'Allemand sur la 4e éd. par G. Moquin.—Tandon. París, 1884.

(2) *Perrier (Edmond)*: Traité de Zoologie. París, 1897.

sabio no lo expresa claramente, parece no caber duda alguna de que los tres pequeños ganglios de que hace mención, forman el ***sistema nervioso simpático de la cabeza*** descrito por Leydig, y por tanto los mismos á que aluden Vogt y Yung, puesto que están situados delante del cerebro y envían un plexo nervioso á las mandíbulas y al esófago. El ilustre profesor de Viena menciona solamente ***tres ganglios*** colocados delante del cerebro; pero no indica si su situación es central ó lateral, aun cuando parece lógico pensar que sean impares, pues de lo contrario es de creer

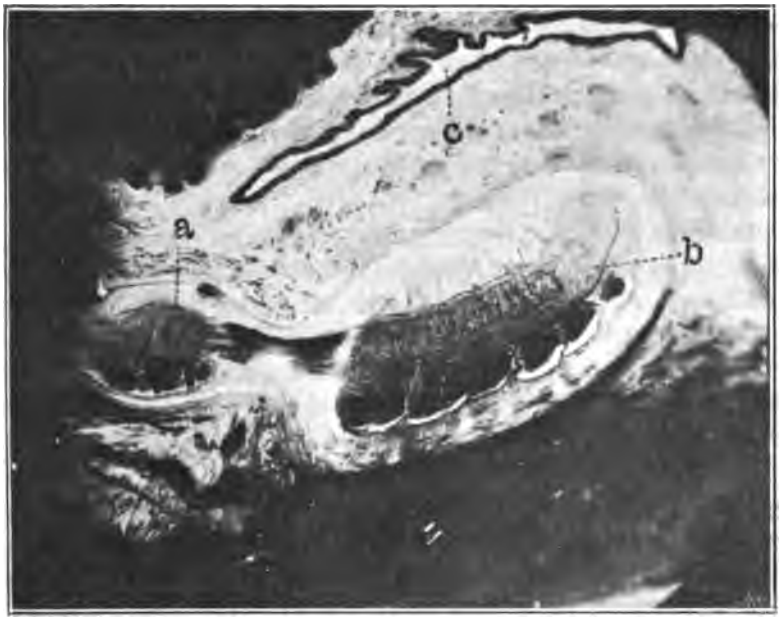


Fig. 7. — Microfotografía de un corte sagital de la extremidad posterior del *Hæmopis sanguisuga* al nivel del ganglio caudal. (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. núm. 2, long. 57 cm.). — *a*, Penúltimo ganglio de la cadena; *b*, Ganglio caudal; *c*, Luz del intestino cerca de su extremo posterior.

que hubiese hablado de pares de gangliós, y por consiguiente parece que debe referirse á los tres pequeños ganglios que en las tres figuras antes citadas se ven cerca de la línea media, en el trayecto de los nervios que se ramifican en los rodetes mandibulares. Mas en todo caso habría que añadir á éstos los otros dos ganglios situados en las mismas figuras á cada lado del posterior de aquéllos, y otro, también lateral, colocado (á la izquierda) entre el segundo y tercero. De todos modos, el concepto emitido por Claus es bien distinto del expuesto por Vogt y Yung, puesto que éstos se refieren á muchos ganglios situados lateralmente, siendo de creer que sean simétricos y en consecuencia dispuestos por pares, delan-

te del ganglio cerebroide, sin contar con los muy numerosos que existen en los nervios mandibulares.

Como se ve, las noticias que poseemos relativas al sistema nervioso simpático de la cabeza de los Hirudíneos, no pueden ser más incompletos. El dato consignado por Claus, al decir que Leydig consideró aquellos tres ganglios como ensanchamientos de los nervios del cerebro, nos parece de positivo valor, porque efectivamente hay, como más adelante veremos, en la cabeza de la sanguijuela (y en otros Hirudíneos) en el trayecto de algunos nervios, pequeños ganglios en íntima relación con éstos y formando verdaderos abultamientos laterales, muy frecuentemente colocados cerca de alguna importante ramificación.

Mas ciertos ganglios situados en la cabeza de la sanguijuela, delante del anillo peri-esofágico, ni merecen el calificativo de pequeños ganglios ni deben considerarse, á nuestro juicio, como ensanchamientos de los nervios del cerebro.

En la región media, un poco por delante de la masa ganglionar supra-esofágica denúnciase, por el nitrato de plata reducido, así como por los métodos comunes de coloración (tionina, azul de metileno, etc.), un ganglio de tamaño relativamente considerable, puesto que es uno de los mayores existentes en el cuerpo del animal fuera de la cadena ventral, al menos entre los muchos que hemos observado en nuestras preparaciones y las del Dr. Cajal. Las figuras 3 y 8, en las que reproducimos fotográficamente secciones sagitales de la región de la cabeza de la sanguijuela común, pasando por el plano medio ó muy cerca de él, puede observarse dicho ganglio (*a*) y apreciar con absoluta precisión sus dimensiones, forma, posición y relaciones, tanto con los demás elementos del sistema nervioso como con los órganos vecinos. Parece formado por una sola masa impar, ó si está constituído por dos porciones simétricas, éstas se hallan tan próximas una á otra que se tocan en la línea media. Es una masa reniforme, comprimida lateralmente, de eje mayor vertical, convexa por delante y cóncava por su borde posterior, en el cual se observa como á modo de un hilo por dónde pasan fibras nerviosas que van á tomar parte, como luego veremos, en la formación del gran plexo peri-esofágico, según puede observarse en la figura 9, que representa en mayor escala una sección sagital de la porción supra-esofágica correspondiente á este ganglio (*p. c*) y al cerebroide. En esta figura, como en las 3 y 8, se ve que la superficie de sección del ganglio de que venimos ocupándonos, no es menor de un tercio, aproximadamente, de la que presenta al mismo nivel el ganglio supra-esofágico, lo que implica un volumen considerable, aun cuando éste alcanza aquí su mayor delgadez. Es de creer que aquel ganglio sea uno de los que forman el llamado por

Leydig *simpático de la cabeza* de la sanguijuela; mas no hemos podido comprobar sus relaciones directas con el nervio procedente del cerebro en cuyo trayecto se hallase, y del que pudiera considerarse como un simple abultamiento. Los tres pares de nervios que nacen del llamado cere-

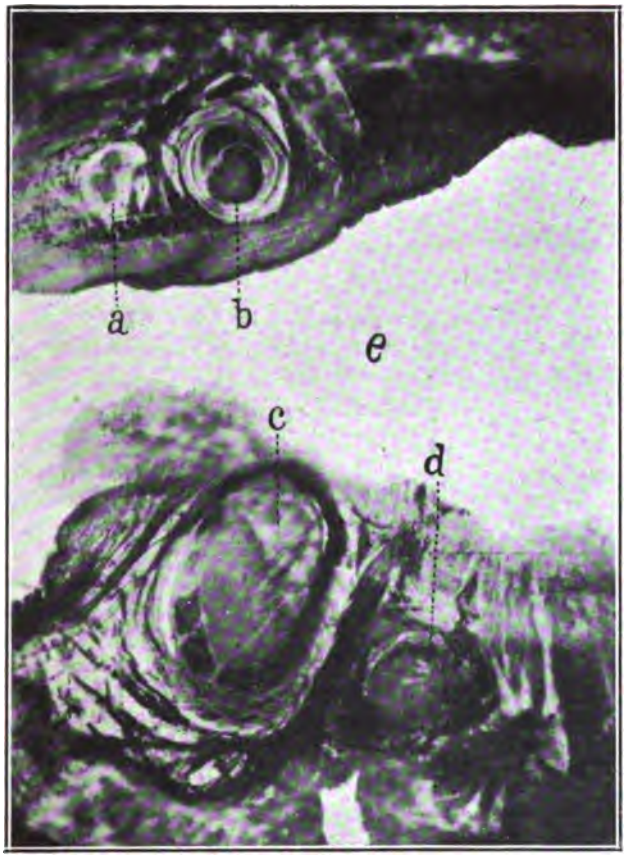


Fig. 8. — Microfotografía de un corte sagital de la cabeza del *Hirudo medicinalis* en la región del anillo peri esofágico. (Ap. microfot. Zeiss, obj. A, oc. de proy. número 2, long. 57 cm.). — *a*, Ganglio precefaloideo; *b*, Idem cefaloideo; *c*, Idem infra-esofágico cortado lateralmente; *d*, Parte del pequeño ganglio que sigue al infra-esofágico; *e*, Luz del esófago.

bro, marchan por los lados de la cabeza, muy lejos de esta masa ganglionar.

Este ganglio, que por su posición y relaciones llamaremos en lo sucesivo, para mayor comodidad y sencillez, ganglio *precerebroideo*, existe probablemente, aunque con importancia morfoiógica distinta, acaso en todos los hirudíneos ó cuando menos en los Gnathobdellidos. En el *Hæ-*

mopis sanguisuga se observa, en el lugar correspondiente á aquél, un pequeño núcleo ganglionar formado por algunas células en muy escaso núro, que, á nuestro juicio, debe considerarse como homólogo del observado en el Hirudo.

Igualmente denuncia el método de impregnación por el nitrato de plata reducido otra masa ganglionar considerable, situada á cada lado y por delante del anillo peri-esofágico, completamente independiente de él, al menos en apariencia, aunque situado siempre á muy poca distancia de su cara anterior. En cortes sagitales que pasen cerca del borde externo

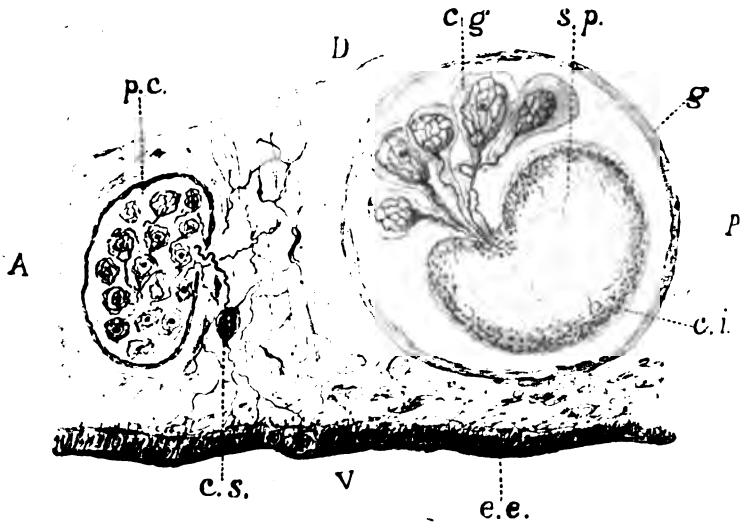


Fig. 9. — Corte sagital medio de la cabeza del *Hirudo medicinalis*, comprendiendo la región de los ganglios cerebroide y precerebroide.—A, Lado anterior; P, Idem posterior; D, Idem dorsal; V, Idem ventral; *p. c.*, Ganglio precerebroideo; *c. g.*, Células del ganglio cerebroide; *s. p.*, Substancia plexiforme del mismo; *c. i.*, Cápsula interna; *g*, Neurilema; *e. e.*, Epitelio del esófago; *c. s.*, Célula simpática.

de dicho anillo, comprendiendo una estrecha zona vertical en la que nacen gran parte de los nervios cefálicos, tanto procedentes del ganglio supra como del infra-esofágico (fig. 10), se observa esta masa ganglionar constituída por un pequeño grupo de células, fácilmente reconocibles por sus retículos protoplásmicos, reunidas en una masa triangular ó irregularmente ovoidea (*e*), situada en el seno formado por la cara anterior del anillo esofágico y el tronco del nervio cerebral inferior (*d*). Mas esta masa ó grupo celular representa solamente una pequeña parte, la más externa de esté ganglio, que por su situación denominaremos simpático *lateral*: continuándose con ella hacia arriba y hacia abajo, y formando un arco de concavidad interna, hállase la porción restante del ganglio

que, en cortes más próximos al plano medio, como el representado en la figura 11, aparece dividido en dos porciones ó núcleos policelulares, una superior y otra inferior, reunidas entre sí por un grueso manojo de finísimas fibrillas, que el nitrato de plata tiñe con poca intensidad. El núcleo superior ó dorsal (*c*) está colocado delante de la porción más gruesa del ganglio cerebroide, un poco por debajo y por dentro de las raíces de los nervios que de él nacen, próximamente al nivel del borde superior del esófago: su forma general es elipsoidal, ó mejor ovoidea, con el extremo superior redondeado, un poco más grueso que el inferior, del cual parte el manojo neurofibrilar (*d*) que, describiendo un arco de concavidad posterior, se dirige hacia abajo para penetrar en el núcleo ganglionar inferior ó *ventral* (*f*), el cual se halla colocado próximamente delante del borde superior del ganglio infra-esofágico, por encima de las raíces de los nervios que nacen de esta masa nerviosa.

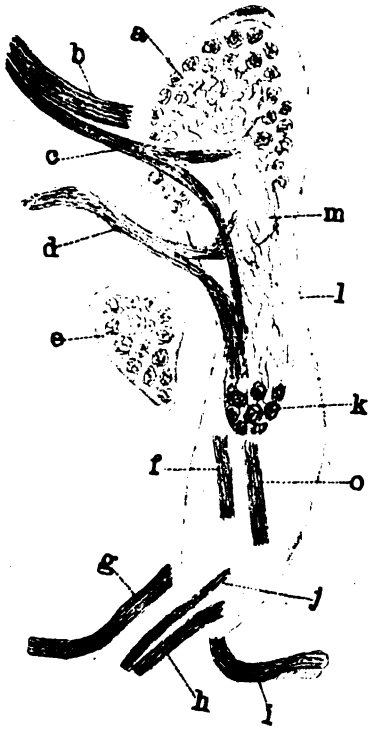


Fig. 10.—Sección sagital del anillo periesofágico pasando cerca de su borde externo.—*a*, Ganglio cerebroide; *b*, *c*, *d*, Nervios cerebrales; *e*, Ganglio simpático lateral; *f*, *g*, *h*, *i*, *j*, *o*, Nervios procedentes del ganglio infra-esofágico; *k*, Células de este ganglio; *l*, Neurilema; *m*, Núcleo de substancia plexiforme.

El espacio, relativamente amplio, limitado en cada lado superior é inferiormente por las dos porciones dorsal y ventral del ganglio lateral, anteriormente por el haz ó manojo de fibras que las unen, y posteriormente por la comisura esofágica correspondiente, está en gran parte ocupado por un robusto paquete muscular, perfectamente visible en nuestra fig. 11, á cuya interposición parece obedecer la curvatura de la masa ganglionar.

Como el precerebroide, el ganglio lateral tiene también su homólogo, aunque con proporciones mucho más pequeñas, en el *Hæmopis*, y lo tendrá probablemente en todos los Hirudíneos, aun cuando su importancia sea distinta en los diferentes géneros y especies, pues no debe suponerse que un órgano tan transcendental sea patrimonio de una sola especie.

Análogamente á lo que dijimos respecto del precerebroide, los ganglios laterales no parecen hallarse situados en el trayecto de ningún nervio cerebral, entendiendo por tales los que nacen del ganglio supra-esofágico: los tres troncos nerviosos que salen de cada lado de éste, aun el inferior, que es el más próximo, pasan á distancia bien apreciable de aquél, aunque no sea ciertamente muy grande y entre una y otra masa nerviosa se interponen otros tejidos, como se ve en las figs. 10 y 11. Además, á causa del abultamiento anterior de la porción superior del anillo peri-esofágico, el origen aparente de aquellos nervios está casi en el mismo plano vertical ó un poco por delante del ganglio lateral correspondiente, y, por tanto, éstos no pueden estar en el trayecto de aquéllos, á menos que no hiciesen un trayecto recurrente, que no parece existir, ni ser considerados como simples abultamientos de los mismos.

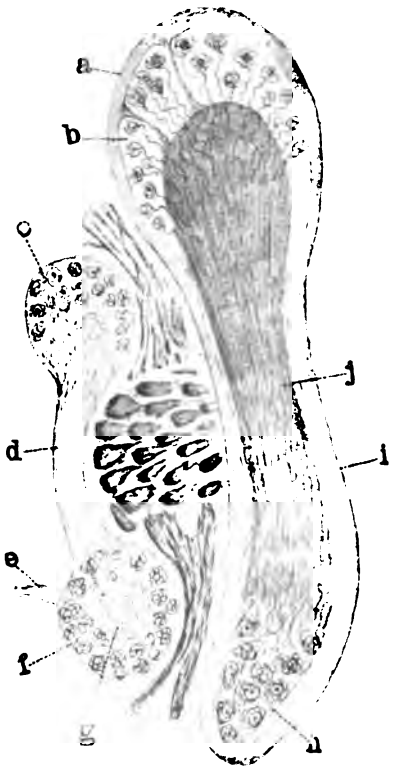


Fig. 11.—Sección sagital del anillo peri-esofágico pasando cerca del esófago.—*a*, Cápsula externa del ganglio cerebroide; *b*, Focos celulares del mismo ganglio; *c*, Núcleo dorsal del ganglio simpático lateral; *d*, Manojo de fibras nerviosas que une los dos núcleos del mismo ganglio; *e*, paquete de fibras que nace del núcleo ventral del mismo; *f*, Células de este núcleo; *g*, Fibras centrales del mismo; *h*, Ganglio infra-esofágico; *i*, Neurilema del anillo esofágico; *j*, Fibras de la comisura lateral del mismo.

Esto no quiere decir, sin embargo, que los ganglios laterales estén completamente aislados y privados de relaciones directas con los demás elementos del sistema nervioso; como el precerebroide, los laterales dan origen á manojos de fibras que van á formar parte de los plexos perifaríngeos y mandibulares del sistema general simpático.

Además de las tres relativamente grandes masas ganglionares de que acabamos de hacer mención y que, á nuestro modo de ver, pueden considerarse como los principales centros del sistema simpático, existen, en la cabeza como en los demás territorios viscerales de los Hirudíneos, nu-

merosos pequeños ganglios, ordinariamente adosados á los nervios ó en los puntos de bifurcación de éstos, y aun á veces junto á finísimos manojos de fibras, constituyendo, particularmente en los dos primeros casos, verdaderos ensanchamientos de los nervios, puesto que unos y otros aparecen frecuentemente envueltos en un estuche común neurilemático.

A los elementos ganglionares que acabamos de mencionar, conviene añadir el gran plexo peri-esofágico y los nervios gástricos que, naciendo en la cabeza, se dirigen hacia atrás, se colocan á los lados y un poco por encima de la cadena infra intestinal, y ramificándose profusamente originan un tupido plexo que se extiende por las paredes del aparato digestivo, los órganos reproductores, y, en general, por todos los aparatos viscerales, constituyéndose así un verdadero *sistema simpático visceral.*

III

SISTEMA NERVIOSO CENTRAL

Bajo el nombre de *sistema nervioso central* comprendemos, de conformidad con el criterio adoptado por la generalidad de los autores, el anillo peri esofágico y la cadena infra-intestinal, así como los nervios, por los cuales caminan los conductores que establecen relación entre los centros ó núcleos ganglionares de dicha cadena y los territorios periféricos de donde proceden ó donde terminan aquellos conductores. Es verdad que estos nervios, constituídos por elementos procedentes del sistema periférico sensitivo-sensorial y de los ganglios de la cadena, acaso debieran estudiarse, como elementos mixtos que son, aparte y con relativa independencia, tanto del sistema sensitivo como del motor; mas teniendo en cuenta que, como en otro lugar hemos indicado, no hemos de ocuparnos aquí de los aparatos terminales sensitivos ó sensoriales cutáneos, aun cuando al tratar de la estructura de los nervios habremos de aludir más de una vez al doble origen de los elementos que los forman, como nuestro punto de vista es casi exclusivamente morfológico, los consideraremos incluídos en el sistema nervioso central.

Para proceder con método y con objeto de facilitar la exposición de los datos relativos á la estructura de ese sistema, estudiaremos sucesivamente los tres elementos morfológicos fundamentales de que le consideramos formado, á saber: 1.°, los ganglios que forman el anillo esofágico y la cadena ventral; 2.°, los cordones ó comisuras longitudinales que los unen; y 3.°, los nervios periféricos que de aquéllos nacen, con los ganglios accesorios á ellos anejos.

1. Masas ganglionares.

Aunque constituídas bajo un mismo plan general todas las masas ganglionares que constituyen la cadena nerviosa central, ofrecen entre sí diferencias de estructura tan considerables, en relación con las diferencias morfológicas de que brevemente nos hemos ocupado, así como con la diversidad de funciones á cada uno de estos centros encomendadas, que se hace absolutamente preciso, para simplificar el trabajo, dividir su estudio, análogamente á lo que se hace con los centros nerviosos de los vertebrados y en general de todos los grupos zoológicos.

En este sentido, lo más natural sería comenzar describiendo el ganglio cerebroide ó supra-esofágico, considerado por algunos como el centro homólogo del cerebro de los animales superiores, y con el que indudablemente presenta analogías, continuando luego con el infra-esofágico y después los restantes de la cadena infra-intestinal, terminando con el caudal que forma el extremo posterior ó terminal de dicha cadena. Mas este método, que á primera vista acaso parezca el más natural y lógico no es, á nuestro juicio, el más conveniente; por una parte, los ganglios extremos son sumamente complicados en comparación con los centrales ó medios, y, por consiguiente, habríamos de tropezar con dificultades, no insuperables ciertamente, pero sí embarazosas y acaso expuestas á confusión si abordásemos su estudio desde el principio: por otra parte, las grandes masas ganglionares cefálica y caudal han sido hasta ahora menos estudiadas que los ganglios medios, por cuya causa son aquéllas peor conocidas que éstos; y como, además, aquéllas pueden considerarse y se consideran, muy acertadamente, como formadas de ganglios elementales que presentan ciertas analogías con los medios, especialmente con los situados cerca del extremo caudal, juzgamos preferible principiar por lo más fácil y mejor conocido, es decir, por los ganglios abdominales de la cadena, los cuales, por presentar un grado medio de complicación, pueden considerarse como punto de partida y tipo fundamental de comparación, por una parte con las grandes masas terminales de la cadena, y por otra con los pequeños ganglios situados en la proximidad de éstos.

A.—Ganglios medios ó abdominales.

El método de coloración por el nitrato de plata reducido, de Cajal, demuestra, mejor que otro ninguno la existencia, en las masas ganglionares de los Hirudíneos, de dos clases de elementos de naturaleza bien distinta: unos, los más importantes, son esencialmente nerviosos (células y

fibras nerviosas) y constituyen el elemento fundamental; los otros, no nerviosos, en su gran mayoría de tipo conjuntivo, desempeñan papel secundario, sirviendo, en general, de medios protectores y de sostén de aquéllos; estos elementos no están esparcidos y mezclados al azar en el seno del ganglio, sino distribuídos de un modo sistemático y regular.

Esto, sin embargo, no quiere decir que dicho método sea el único que permite distinguir en las masas ganglionares esas dos clases de elementos; varios procederes de coloración, especialmente la hematoxilina de Delafield y la ferruginosa de Heidenhain, el tricrómico (fuschino-picro-

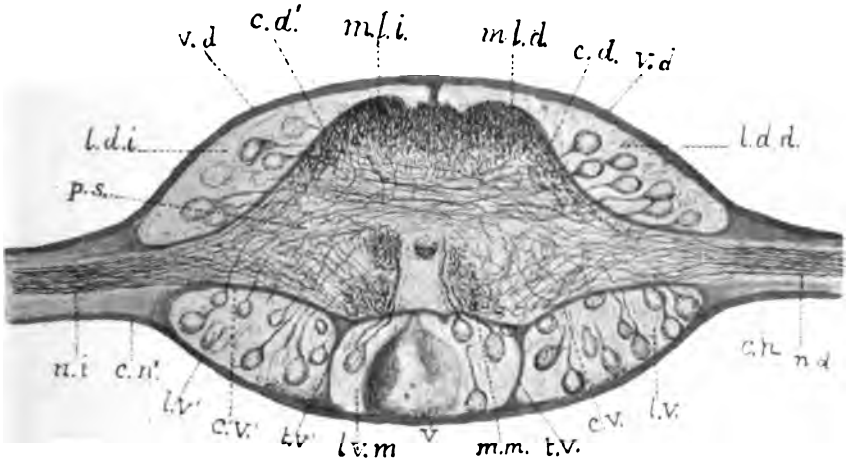


Fig. 12. — Corte transversal de un ganglio medio de la cadena de la *Pontobdella muricata*. — *V*, Hoja ventral, y *v.d.*, hoja dorsal de la cápsula externa del ganglio; *c.d.*, *c.d'.*, Porciones derecha é izquierda de la hoja dorsal de la cápsula interna; *c.v.*, *c.v'.*, Porciones derecha é izquierda de la hoja ventral de la misma; *m.l.d.*, *m.l.i.*, Manojos dorsales de fibras longitudinales; *l.d.d.*, *l.d.i.*, Focos dorsales de células ganglionares, *l.v.*, *l.v'*, Idem íd. ventrales laterales; *l.v.m*, Idem íd., ventral medio; *p.s.*, Substancia plexiforme; *m.m.*, Manojos ventrales de fibras longitudinales; *c.n.*, *c.n'*, Cápsula conjuntiva de los nervios; *n.d.*, *n.i.*, Fibras que circulan por los nervios.

índigo) de Cajal, la tionina, el azul de metileno, el cloruro de oro, etc., colorean unos las células ó sus núcleos, otros algunas partes del elemento conjuntivo, y algunos porciones más ó menos importantes de uno y otro elemento; pero ninguno posee más que el método del nitrato de plata reducido la excelente propiedad de permitir impregnar ú observar con claridad, ya aisladamente, ya de un modo simultáneo, tanto los elementos conjuntivos como los nerviosos, así como los más delicados detalles de su estructura íntima y su distribución.

Las numerosas series que poseemos de cortes ejecutados según los tres planos, transversal, horizontal y sagital respectivamente, comprendiendo ganglios enteros de muchas especies de hirudíneos, junto con las magní-

ficas preparaciones de *Hirudo medicinalis* que nos ha facilitado nuestro maestro, hechas unas y otras mediante el empleo del indicado método de impregnación argéntica, permiten determinar de manera clara y precisa la composición de los centros ganglionares y la estructura y distribución topográfica de los elementos conjuntivo y nervioso de los mismos.

Los cortes transversales revelan (fig. 12), por su forma constantemente elíptica, el aspecto lenticular que presentan los ganglios medios de la cadena, así como su disposición más ó menos deprimida, en las distintas especies. Según Retzius (1), estos ganglios son, al menos en el *Hirudo medicinalis* y *Aulastomum gulo*, más abombados ó convexos por el lado ventral que por el dorsal; mas nuestras observaciones, lejos de confirmar el aserto del ilustre sabio sueco, tienden á demostrar que, por regla general, la convexidad dorsal es mucho mayor que la ventral, especialmente en los ejemplares que han sido previamente fijados con el alcohol, formol, piridina, etc., y en los tratados directamente por el nitrato de plata, en los cuales aparecen con suma frecuencia completamente planos por su lado ventral y aun á veces se observa una ligera concavidad, continuada por las raíces de los nervios laterales, que nacen á este nivel, como sucede en ciertos ganglios de *Glossiphonia* (fig. 22), en muchos del *Hirudo* (figs. 36, 38 y 43), del *Hæmopis*, *Limnatis*, etc.: no pocas veces la convexidad es aproximadamente igual en los dos lados, como puede observarse en nuestras figuras 40 y 44, que pertenecen á la *Pontobdella*, las 39 y 41, que son de *Hæmopis*, y algunas de las que representan cortes transversales del *Hirudo*.

Obsérvase en dichos cortes transversales que cada ganglio está constituído por dos mitades simétricamente colocadas á cada lado de la línea media, unidas entre sí por el tejido ambiente, en el que se descubren abundantes elementos fibrilares agrupados en dos manojos ó paquetes que forman dos comisuras transversas, una dorsal y otra ventral, análogas en cierto modo á las de la médula espinal de los vertebrados. Cuando la sección pasa al nivel de los nervios periféricos vese nacer de cada lado la raíz del nervio correspondiente en la prolongación del eje mayor de la elipse; pero sea cualquiera el punto por donde la sección pase, se distinguen siempre con entera claridad, particularmente en las preparaciones en que se tiñe el elemento conjuntivo, las cuatro zonas concéntricas conocidas correspondientes á la distribución de los elementos constitutivos del ganglio; una envoltura ó cubierta conjuntiva, compacta y resistente, el *neurilema ó cápsula externa* del ganglio (fig. 12, *V* y *Vd*), que rodea y protege todo el contenido de la masa ganglionar; una segunda zona

(1) *Retzius (G.)*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems der Würmer. (Biol. Untersuch., Neue Folge, II, 1891).

de muy distinto espesor, según los puntos en que se la considere, *la zona celular*, está principalmente ocupada por células no dispuestas en capa continua, sino agrupadas en cierto número de lóbulos ó folículos que se reflejan al exterior, dando al ganglio el aspecto llamado por Leydig folicular, de que ya hemos hecho mención. Limitando interiormente la zona ó formación celular, existe una delgada capa que tiene grandes analogías con la cápsula externa, por cuya razón la denominamos *cápsula interna* (figura 12, *cd*, *cv*; figs. 29, 39 y 41, C, C'); es también de naturaleza conjuntiva, rodea completamente la zona profunda, separándola de la celular, y origina por su cara externa un cierto número de tabiques ó bandas fibrosas (fig. 12, *t.v*, *t.v'*.; figs. 29, 39, 40 y 41 *v*, *v'*.) que, uniéndose á la cara interna del neurilema ó cubierta externa, dividen la formación celular en lóbulos ó cámaras independientes. Por último, encerrada dentro de la cápsula interna hállase la cuarta zona, la más interna y también la más extensa, que forma como el núcleo de la masa ganglionar, de estructura complicada y á la que, por su aspecto particular, se ha designado de muy diversos modos, *substancia punteada* ó *puntiforme* (*Punktsubstanz* de Leydig), *núcleo fibrilar* y *reja difusa* (Apathy), *neuropilo* (Prentiss y otros), *substancia reticular* (otros autores) y *substancia plexiforme* por Cajal, con cuyas denominaciones la designaremos en lo sucesivo, aun cuando nos parece preferible esta última, que nada prejuzga respecto de su estructura.

Los cortes horizontales, que ofrecen alguna mayor complicación, especialmente si pasan al nivel de los cordones longitudinales y de los nervios laterales, presentan ordinariamente forma casi circular ó cuando menos bastante redondeada, especialmente en los ganglios del medio del cuerpo de los Gnathobdellidos (*Hirudo*, *Hœmopis*, *Limnatis*, etc.); pero algunas veces es elíptica ó rombal, ya prolongada en el sentido antero-posterior, como en los ganglios posteriores de las especies antes citadas, ya en el transversal, como se observa en varios Rynchobdellidos (*Pontobdella*, *Glossiphonia*). La presencia ó ausencia, en estos cortes, de las comisuras ó cordones longitudinales y la de las raíces de los nervios, ya simples, como en la *Pontobdella* (fig. 1), ya dobles, como en los Gnathobdellidos, influye notablemente en el aspecto y distribución de los elementos conjuntivo y nervioso. Se ve en ellos la cápsula externa recubriendo por completo al ganglio, continuándose en las comisuras longitudinales y en los nervios periféricos, á los cuales proporciona un estuche compacto y resistente; la zona celular, situada también inmediatamente por dentro de aquélla, aparece dividida en varios lóbulos ó focos cuyo número, aspecto y distribución es sumamente variable, como más adelante veremos, con las especies estudiadas y con el plano por donde pase

la sección; la cápsula interna se suelda y confunde con la externa al nivel de las comisuras longitudinales y de las raíces de los nervios, de modo que en esos puntos quedan también completamente cerrados los folículos ó cámaras en que se alojan las células ganglionares; y, por último, se descubre la substancia plexiforme ó central, sumamente extensa, que en estos cortes presenta constantemente figura más ó menos francamente rómbica, según las especies y según el plano de sección.

Las breves consideraciones que anteceden demuestran que el método del nitrato de plata reducido presta, en el estudio de la distribución topográfica de los materiales constitutivos de los ganglios, tan buenos servicios como en el de la estructura íntima de los elementos nerviosos y que por este doble punto de vista aventaja á los considerados como clásicos. El azul de metileno, por ejemplo, casi no colorea más que las células y fibras nerviosas, y por tanto suministra escasísimos datos relativos á la distribución del elemento conjuntivo; pero puede, en cambio, dar idea aproximada de la posición é importancia relativa de los materiales que forman la trama ganglionar, sobre todo si la observación se hace á medida que va realizándose la impregnación. En las primeras etapas de ésta aparecen teñidas, como han observado Retzius y Apathy, y hemos comprobado nosotros, sólo fibras extrínsecas; es decir, procedentes de otros territorios, las cuales penetran en el ganglio, y como éstas yacen exclusivamente en la substancia plexiforme, cabe reconocer perfectamente sus límites y extensión en las preparaciones. Del aspecto de las células y fibras en los preparados de Ehrlich, dan idea clara nuestras láminas I, II y III. A medida que la coloración avanza van tiñéndose los elementos intrínsecos (células y sus expansiones), siendo entonces difícil distinguir los límites del núcleo plexiforme que aparece en su mayor parte recubierto por los cuerpos celulares; en fin, al término de la reacción los elementos extrínsecos van perdiendo color, destacándose en cambio con más claridad y corrección los cuerpos celulares y sus dependencias (láminas VI y VII), pudiéndose distinguir, aunque débilmente teñido, el contorno exterior conjuntivo del ganglio y una zona un poco más obscura, frecuentemente sembrada de puntos de azul más intenso (Retzius) que corresponde á la cápsula interna ó al límite externo de la substancia plexiforme (láminas IV y VII).

Análogas consideraciones podríamos hacer respecto del método de Golgi y otros; pero lo dicho nos parece suficiente para nuestro objeto, ya que una comparación más detallada no sería propia de este lugar, ni acaso fuese de gran utilidad.

Mas el método del nitrato de plata reducido no sólo permite descubrir la distribución macroscópica de los elementos integrantes de los ganglios,

de que acabamos de hacer mención, sino también la estructura, distribución y relaciones mutuas de unos con otros, como podrá deducirse de los hechos que vamos á indicar á continuación.

a) Elemento conjuntivo.

El elemento conjuntivo forma, como acabamos de ver, en la periferia de los ganglios de los Hirudíneos, análogamente á lo que sucede en los anélidos en general, una envoltura ó cubierta membranosa denominada *neurilema* ó *lámina neural*, que se extiende también por los cordones longitudinales y por los nervios periféricos, á los cuales suministra, como á los ganglios, un estuche ó cápsula protectora. Al llegar al punto de emergencia de los nervios y de los cordones, la lámina neural se desdobla en dos hojas: una externa, que se continúa hacia la periferia, envolviendo el nervio ó la comisura correspondiente, y otra interna que, reflejándose sobre la raíz del nervio ó sobre los manojos cordonales, vuelve hacia el interior del ganglio, insinuándose entre la capa celular y el núcleo plexiforme, entre cuyas formaciones se interpone constituyendo la cápsula interna, que es irregularmente concéntrica con la externa y está cerrada, excepto en los puntos por donde emergen los nervios y los cordones. Esa cápsula penetra también entre las dos mitades de la substancia puntiforme (*Punktsubstanz* de Leydig), entre las cuales forma un grueso tabique sencillo en unos puntos, doble en otros (*z*, fig. 39) y más ó menos completo, que deja pequeños espacios ú orificios, por los cuales pasan de uno á otro lado los elementos que forman las comisuras transversas. La cápsula externa es siempre mucho más gruesa que la interna; ésta no pasa de la mitad ó la tercera parte del espesor de aquélla.

Entre el neurilema y la cápsula interna se extienden cierto número de tabiques ó bandas antes mencionados, que establecen lazos de unión entre una y otra, y dividen el espacio ocupado por la formación celular en cierto número de cámaras ó compartimentos más ó menos completamente aislados unos de otros. Por el lado dorsal hay un solo tabique longitudinal, generalmente muy ancho, correspondiendo á la línea media; en el ventral hay varios cuya distribución y relaciones se puede seguir en cortes transversales y horizontales. En cortes transversales se ven, ordinariamente, dos (*tv*, *tv'*, fig. 12, y *v*, *v'*, figs. 23, 29, etc.), situados á distancia variable de la línea media, y más ó menos encorvados ú oblícuos, según la región por donde pasa la sección. En cortes horizontales su aspecto y disposición varía según las especies y la posición del plano de sección con respecto al ecuador del ganglio. En los Gnatobdellidos, si los cortes son muy bajos, es decir, si pasan bastante por debajo del ori-

gen de los nervios (fig. 13), se ve la sección de un tabique transversal (*t. t.*) situado próximamente en la mitad del ganglio que se bifurca en Y en sus dos extremos, originándose de este modo cuatro ramas laterales, dos anteriores (*t. l. d.* y *t. l. i.*) y los otros dos posteriores (*t. p. d.* y *t. p. i.*), que dividen la masa ganglionar en cuatro porciones ó territorios, dos medios y dos laterales.

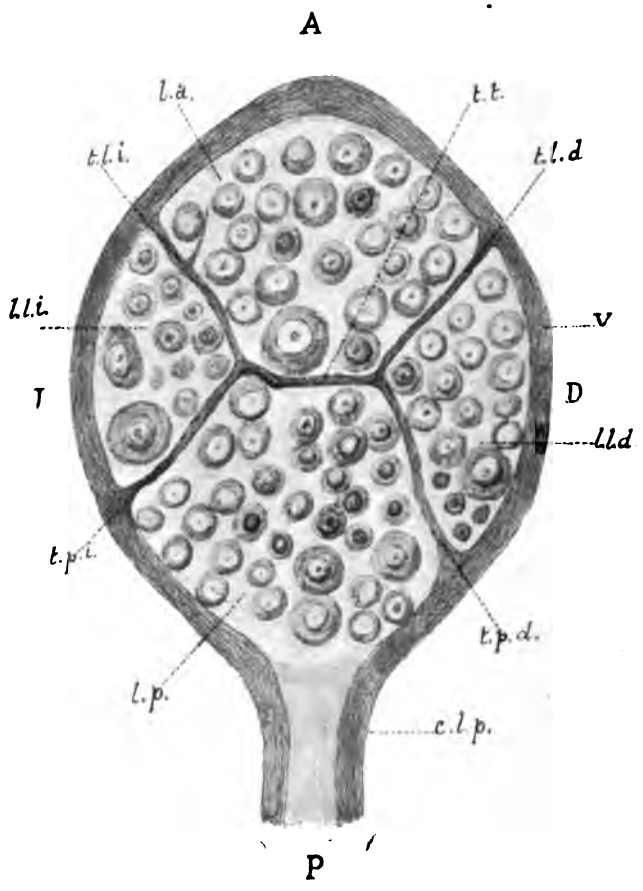


Fig. 13. — Corte horizontal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga* pasando muy por debajo de las raíces de los nervios. — A, Parte anterior; P, Idem posterior; D, Idem derecha; I, Idem izquierda; *t. t.*, Tabique transverso; *t. l. d.*, *t. l. i.*, Tabiques laterales anteriores; *t. p. d.*, *t. p. i.*, Tabiques posteriores; *l. a.*, *l. p.*, Lóbulos celulares medios anterior y posterior; *l. l. d.*, *l. l. i.*, Idem id. laterales; V, Cápsula externa del ganglio; *c. l. p.*, Comisura longitudinal posterior.

Mas si la sección pasa un poco más cerca del origen de los nervios y de los cordones longitudinales (fig. 14), aunque manteniéndose por debajo de ellos, á los anteriormente indicados se añaden otros dos tabiques ó bandas antero-laterales, uno de los cuales se iniciaba en el tabique late-

ral izquierdo (*t.l.i*) de la figura 13. Esas bandas ó tabiques conjuntivos dividen la porción ventral del ganglio ó, mejor dicho, de la masa celular, puesto que sólo á ésta alcanzan, en seis masas ó lóbulos de que más adelante nos ocuparemos con algún detenimiento.

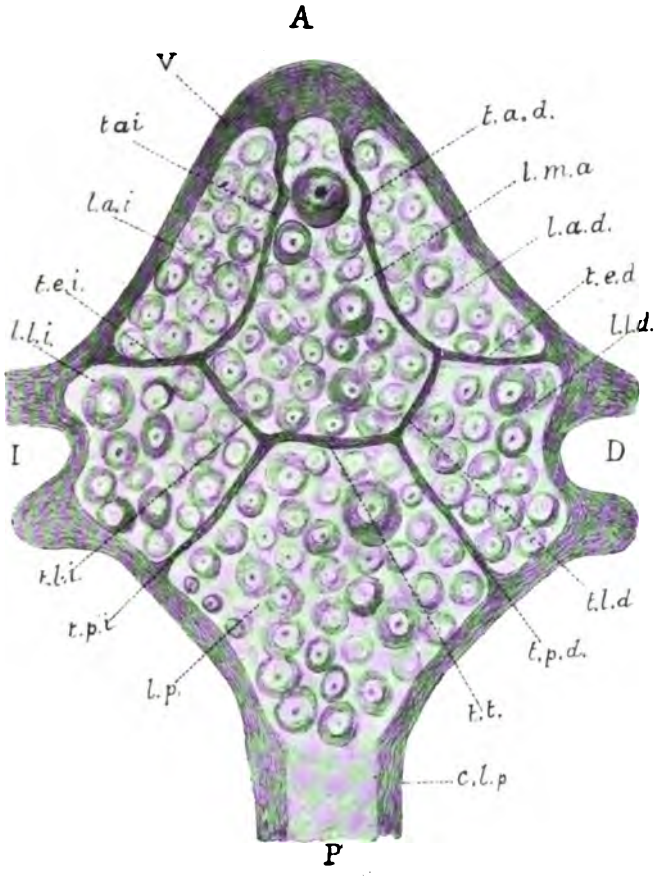


Fig. 14. — Corte horizontal del mismo ganglio de la fig. 13 (*Hœmopis sanguisuga*) pasando inmediatamente por debajo de las raíces de los nervios. — A, Parte anterior; P, Idem posterior; D, Idem derecha; I, Idem izquierda; *t.t.*, Tabique transverso; *t.l.d.*, *t.l.i.*, Tabiques laterales; *t.a.d.*, *t.a.i.*, Idem anteriores; *t.e.d.*, *t.e.i.*, Idem externos ó porciones externas de los tabiques anteriores; *t.p.d.*, *t.p.i.*, Idem posteriores; *l.m.a.*, *l.p.*, Lóbulos celulares medios anterior y posterior; *l.a.d.*, *l.a.i.*, Idem laterales anteriores; *l.l.d.*, *l.l.i.*, Idem íd. medios; V, Cápsula externa del ganglio; *c.l.p.*, Comisura longitudinal posterior.

Los tabiques ventrales pueden observarse también en preparaciones hechas con el azul de metileno en vida (Ehrlich) ; pero es preciso examinarlos en fresco, es decir, sin previa fijación : jamás hemos logrado conservar esa impregnación de los tabiques conjuntivos, á pesar de haberlo

intentado con los distintos procedimientos de fijación; pero el aspecto es tan semejante al que presentan en nuestra fig. 14, que no hemos creído de utilidad reproducir los dibujos que de ellos tenemos.

El neurilema está constituído por dos elementos diferentes, aunque acaso sean de naturaleza semejante: la substancia fundamental y la neuroglia.

La substancia fundamental, que forma la mayor parte de la lámina neural, entra también, aunque en menor proporción, en la composición de la cápsula interna y de los tabiques conjuntivos, distribuyéndose igualmente entre las células ganglionares y los elementos de la substancia plexiforme, cuyos intersticios llena: se tiñe generalmente de amarillo claro, á veces algo parduzco, por el nitrato de plata reducido, y ofrece frecuentemente aspecto homogéneo; pero de ordinario presenta estructura finamente fibrilar y muestra acá y allá algunos núcleos diseminados en su masa. Apathy cree que estas fibras, que casi constantemente se observan en la substancia fundamental de los ganglios, son un producto artificial; mas esa opinión del sabio húngaro no nos parece justificada, puesto que el aspecto fibrilar subsiste con análogos caracteres en preparaciones tratadas por casi todos los métodos histológicos, y por tanto, creemos que esas hebras ó fibrillas existen realmente, aun cuando algunas veces su diafanidad no permita distinguirlas.

Fig. 15. — Trozo de red de neuroglia tomado de un corte horizontal de un ganglio del *Hirudo medicinalis*. (Prism. dib. Leitz, obj. 6, long. 165 mm., red. $^1/_5$).

La neuroglia está representada aquí por fibras y células, pero los conocimientos relativos á estos elementos son todavía escasos, hasta el punto que las células han sido casi por completo desconocidas en los hirudíneos, y respecto de las fibras, tampoco se han consignado más que escasos y poco completos datos. Mas en lo que se refiere á este asunto, el método de coloración por el nitrato de plata reducido ha prestado y prestará, sin duda, el más valioso concurso: él ha suministrado á Cajal los datos más concretos que existen sobre las fibras de neuroglia en el *Lumbricus agricola* é impregna también, con igual claridad, las fibras y las células gliales de los Hirudíneos.

Tiñendo las fibras de neuroglia y las células de donde éstas toman origen, ha venido á demostrar de manera evidente que ni Rohde ni Apathy estaban en lo cierto al considerar las células estrelladas de la zona celular y del neuropilo del *Aulastomum* y del *Hirudo* como elementos

de neuroglia, á no ser que se quiera designar con ese nombre, como hacen algunos autores (Boule), á todos los elementos de naturaleza conjuntiva ó, mejor dicho, á todos lo de naturaleza no nerviosa existentes en los ganglios de los anélidos, y acaso de todos los invertebrados. Semejante denominación debe aplicarse, á nuestro juicio, á los elementos fibrilares descritos por Cajal con ese nombre en la lombriz de tierra (1), y recientemente teñidas por Boule (2) y por nosotros en el mismo animal con el proceder del nitrato de plata reducido, aun cuando empleando otra fórmula (alcohol amoniacal), así como también á las células generadoras de aquellas fibras y á los elementos homólogos de éstos en los Hirudíneos, para circunscribirnos al grupo zoológico que forma el objeto de este trabajo.

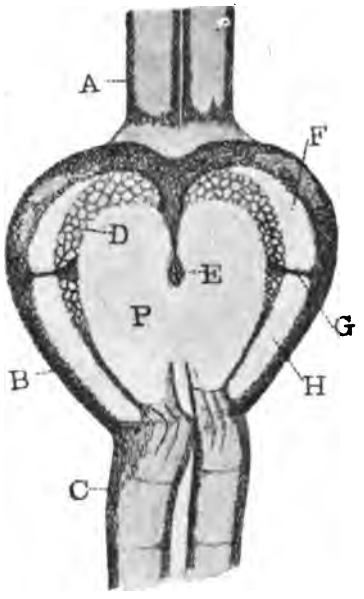


Fig. 16. — Corte horizontal de un ganglio medio de la cadena del *Hirudo medicinalis* tratado por el alcohol amoniacal, en el que sólo aparece teñida la neuroglia. — A, Comisura longitudinal anterior; B, Cápsula externa; C, Comisura longitudinal posterior; D, Cápsula interna; E, Porción del tabique central; G, Tabique lateral; F, H, Lóbulos ó focos celulares; P, Substancia plexiforme. (Prism. dib. Leitz, obj. 4, long. 17 cm., red. $^1/_5$).

Acaso parezca un poco arbitraria esta manera de definir la neuroglia; pero tiene la ventaja de expresar un concepto concreto y evita la confusión que ha originado el criterio tan generalizado de estimar como neuroglia todo elemento no nervioso del interior de los ganglios, criterio evidentemente erróneo, puesto que de naturaleza no nerviosa y aun de la conjuntiva, existen elementos diferentes, algunos de los cuales deben, sin duda, ser considerados como neuróglicos, pero otros no.

La neuroglia, definida en los términos que preceden, alcanza en los Hirudíneos un desarrollo considerable en comparación con el que tiene en el *Lumbricus*; ofrece, además, un aspecto y distribución muy distintos de los que presenta en éste, y difiere notablemente en las distintas

(1) *Cajal (S. R.)*: Neuroglia y neurofibrillas del Lumbricus. *(Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo III, 1904).

(2) *Boule (L.)*: Recherches sur le système nerveux centrale normal du Lumbric. *(Le Nevraxe*, vol. X, 1909).

especies. En lugar de presentarse bajo la forma de hilos relativamente largos y aislados unos de otros en grandes trechos, el elemento fibrilar aparece, tanto en la membrana periganglionar como en la cápsula interna y en los tabiques intraganglionares, generalmente en forma de manojos más ó menos numerosos que se entrecruzan en varias direcciones, constituyendo una verdadera red de mallas muy desiguales, de aspecto poligonal, aunque de ordinario sumamente irregulares (figs. 15 y 16). Estas redes, generalmente extendidas en superficies sencillas, aplicadas sobre las partes que rodean, se aglomeran y entrecruzan en los puntos y

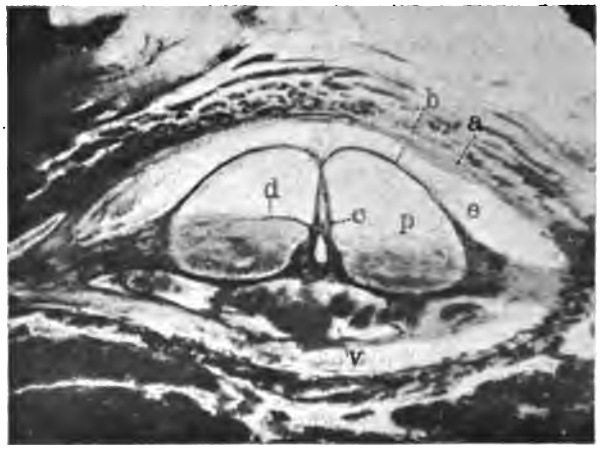


Fig. 17. — Microfotografía de un corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga* tratado por el alcohol amoniacal. — *a*, Cápsula externa; *b*, Cápsula interna; *c*, Tabique central; *d*, Manojo de neuroglia que atraviesa la substancia plexiforme; *e*, Porción dorsal de la zona celular; *p*, Substancia plexiforme; V, Porción ventral de la zona celular. (Apar. microfot. Zeiss, obj. A, oc. proy. n.° 2, long. 75 cm., red. $^1/_3$).

líneas de convergencia de varias membranas ó tabiques, especialmente cerca del plano medio, entre las dos mitades de la substancia plexiforme, y así conformadas y distribuídas constituyen una especie de armazón ó trama fibrilar más ó menos tupida, en que se apoya la substancia fundamental.

En los *Gnatobdellidos* las redes presentan, en general, mallas más delicadas, más ó menos redondeadas ó poligonales, especialmente en el *Hirudo* (fig. 15), en que las fibras son relativamente delgadas y las mallas más regulares, diferenciándose de otras especies, como el *Hæmopis sanguisuga*, en que en ésta las fibras son algo más recias, anfractuosas y de contornos más ásperos. En los *Rhynchobdellidos* (*Pontobdella*, *Glossiphonia*), los manojos de fibras aparecen menos entrecruzados, y por tan-

to, el aspecto reticular no es tan característico y entre sus mallas se interponen granos de substancia argentófila, tan abundantemente esparcidos en el cuerpo de estos animales.

Del neurilema, de la cápsula interna y de los tabiques intraganglionares parten algunas fibras, ya aisladas, ya agrupadas en manojos, generalmente pequeños, que penetran entre las fibras nerviosas de la substancia plexiforme ó neuropilo y entre las células de la zona celular; pero su número es relativamente escaso en comparación con lo que suponen los autores que han empleado los métodos ordinarios de coloración, especialmente las hematoxilinas, puesto que en las preparaciones hechas con el nitrato de plata, utilizando los procederes que tiñen sólo la neuroglia aparecen casi incoloras las zonas neuropilar y celular, como lo demuestran nuestras microfotografías (figs. 17 y 18), fenómeno interesantísimo, que depende simultáneamente de dos factores: uno, la propiedad selectiva del método, que permite teñir con gran intensidad el elemento neuróglico sin impregnar ó haciéndolo muy ligeramente á todos los demás elementos ganglionares, tanto nerviosos como no nerviosos; y el otro, la escasez de elementos neuróglicos en las dos zonas de predominio nervioso. En nuestra microfotografía (fig. 17), tomada de un corte transversal de un ganglio medio de la cadena ventral del *Hæmopis sanguisuga*, obsérvase un largo tractus ó manojo de fibras neuróglicas (*d*), que desde el borde izquierdo del tabique central se dirige hacia el interior del núcleo correspondiente de substancia plexiforme, la cual atraviesa en un largo trayecto; mas en el resto de dicha substancia, como en la zona de las células ganglionares, apenas aparecen más que algunas fibrillas gliales, aisladas y diseminadas entre los otros elementos, que aparecen teñidos de amarillo pálido, excepto algunos cuerpos celulares de los lóbulos ventrales que por su color pardo se dejan ver en la preparación (fig. 17, *v*).

En otros muchos puntos de este y otros ganglios existen fibras sueltas ó manojos de fibras ya radiantes, ya de otras muy diversas y variadas formas, pero siempre en cantidades relativamente pequeñas. En la substancia puntiforme (*Punksubstanz*) de los ganglios del *Hirudo*, aún son estas fibras neuróglicas menos abundantes que en el *Hæmopis* y otros Gnathobdellidos, como lo demuestran nuestra microfotografía (fig. 18) y la fig. 16, que representan secciones horizontales de ganglios medios del *Hirudo medicinalis*, en los que la neuroglia de la membrana neural y de los tabiques está intensamente teñida y completamente ó casi completamente incoloros los territorios nerviosos (zona celular y neuropilo).

En la zona de las células ganglionares, la neuroglia es un poco más abundante que en la substancia plexiforme, y se presenta también ya en

forma de fibras aisladas, ya agrupadas en manojos más ó menos gruesos, que penetran entre las células y se distribuyen de modo irregular, contorneando á veces los cuerpos celulares ó sus expansiones y penetrando en los espacios intercelulares. Algunas veces se observan con perfecta claridad ciertos manojos de fibras neuróglicas, que se desprenden de la cápsula interna ó de los tabiques conjuntivos, se aplican á los pedículos celulares, rodeándolos más ó menos completamente y marchan así durante un cierto trayecto, llegando á veces hasta el cuerpo celular, sobre el cual terminan, extendiéndose á mayor ó menor distancia; pero este hecho dista mucho de ser frecuente, y, por otra parte, las fibras sueltas tampoco suelen aplicarse muy á menudo sobre la membrana de las células ganglionares sino en número relativamente escaso, y, por consiguiente, no forman, ó por lo menos no hemos visto que formen constantemente, como supone Apathy, una envoltura muy apretada alrededor de cada célula ganglionar.

Fig. 18. — Microfotografía de un corte horizontal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis* tratado por el alcohol amoniacal. — *a*, Cápsula externa; *b*, Cápsula interna; *c*, Zona celular; *d*, *e*, Raíces de los nervios laterales; *f*, Comisura longitudinal posterior; *p*, Substancia plexiforme. (Apar. microfot. Zeiss, obj. A, oc. proyec. n.º 2, long. 75 cm., red. $^1/_3$).

La figura 19, que representa una porción de la parte izquierda de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*, comprendiendo solamente el extremo de la *Punktsubstanz* con la porción correspondiente de la cápsula interna y un trozo de la zona celular, demuestra bien claramente cuanto acabamos de indicar. En este territorio, donde la neuroglia abunda extraordinariamente en comparación con el resto del ganglio, obsérvase en *D* la sección de algunos manojos de fibras neuróglicas aparentemente aisladas, como ocupando algún intersticio entre las fibras nerviosas de esta región, que están muy pálidas; en los dos ó tres cortes de la serie próximos al representado, se ve parte dé esos mismos manojos, pero en el resto del ganglio nada análogo se observa en la substancia plexiforme; sólo algún otro pequeño manojo, como el representado en *E*, y en general mucho menos volumi-

nosos que éste, los cuales también se resuelven en fibras sueltas á poca distancia de su origen. Y en cuanto á la zona celular, obsérvase en *A* una gruesa célula próxima á la raíz del nervio correspondiente, cuyo pedículo lleva adosado un robusto manojo de fibras neuróglicas, que se divide y extiende por el polo delgado ó profundo de la célula, y termina resolviéndose en finas hebras hacia el ecuador celular, pero sin formar retículo á su alrededor. Tal vez la observación de algún hecho análogo á éste induciría á Apathy á pensar en la pretendida red de neuroglia que, según él, rodearía á cada célula ganglionar; mas á nuestro modo de ver, el sabio naturalista húngaro se equivocó al considerar como ge-

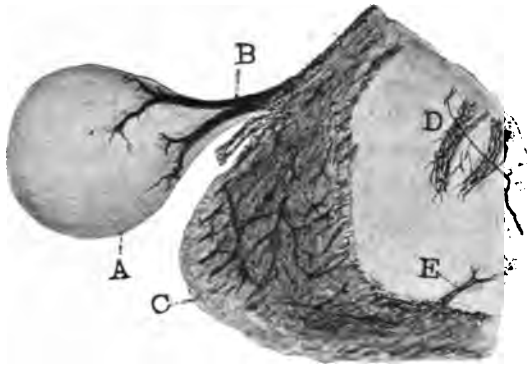


Fig. 19. — Porción de la izquierda de un corte transversal de un ganglio medio del *Hœmopis sanguisuga* tratado por el alcohol amoniacal.— A, Gruesa célula situada cerca de las raíces de los nervios. — B, Manojo de fibras neuróglicas que sube por el pedículo de dicha célula, ramificándose y resolviéndose en fibrillas sueltas sobre el cuerpo celular; C, Porción de la cápsula interna en que se ven las fibras de neuroglia entre la substancia fundamental; D, E, Manojos de fibras de neuroglia en el seno de la substancia plexiforme. (Prism. dib. Leitz, obj. inm. homog. $^1/_{12}$, long. 16 cm., red. $^1/_3$).

neral un hecho que debe ser excepcional, puesto que en el ganglio de donde fué tomada nuestra figura no existe, ó por lo menos no hemos observado otra disposición semejante á esa, no siendo tampoco frecuente en nuestras numerosas preparaciones. Y conviene advertir que algunos de los hechos que dejamos consignados respecto de la estructura y distribución de la neuroglia, se hallan confirmados en nuestras preparaciones hechas con el método de cloruro de oro de Apathy, con el cual hemos logrado teñir, aunque no tan bien como con el nitrato de plata, las fibras neuróglicas, sin que hayamos conseguido descubrir las pretendidas redes pericelulares, y otro tanto podemos decir del método de la hematoxilina ferruginosa de Heidenhain.

Este hecho, comprobado en todos los Hirudíneos, tanto gnatobdellidos

como rinchobdellidos sometidos á nuestra observación, así como también en el *Lumbricus agrícola* tratado por el método de Cajal con fijación previa por el formol, solo ó con amoníaco (Cajal) (1), por el alcohol amoniacal (nosotros) y por soluciones acuosa ó alcohólica de formol acético, solo ó adicionado de amoníaco (Boule) (2) tiene, á nuestro juicio, gran importancia, porque parece demostrar que entre los elementos no nerviosos descritos con el nombre de neuroglia en los ganglios de estos anélidos por algunos autores, hay cuando menos dos substancias distintas, á saber: una representada por células y fibras situadas en su mayor parte en las zonas no nerviosas de los ganglios y que se tiñen de color café obscuro ó en negro intenso por las fórmulas antes indicadas del método de Cajal (verdadera neuroglia), y otra formada principalmente por algunas células con múltiples expansiones extendidas por el neuropilo y por la zona de células nerviosas, llenando, en unión de la substancia fundamental, todos los espacios tanto intercelulares como interfibrilares, pero que no se tiñen ó se tiñen muy débilmente en amarillo claro por aquellos procedimientos, coloreándose, en cambio, más ó menos intensamente por los métodos de coloración del tejido conjuntivo.

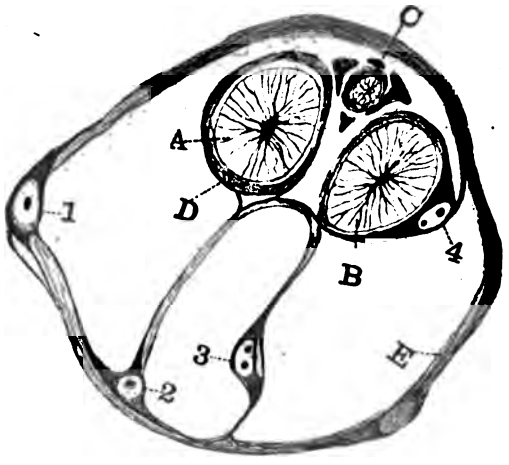


Fig. 20. — Corte transversal de la extremidad anterior de un ganglio medio de la *Pontobdella muricata* (impregnación de la neuroglia); A, B, C, Cordones longitudinales; D, Estuche conjuntivo de los mismos; E, Cápsula externa; 1, 2, 3 y 4, Células neuróglicas.

Haciendo uso de los procederes especiales que para este objeto hemos indicado al ocuparnos de la técnica empleada, se tiñen no solamente las fibras neuróglicas, sino también las células de donde aquéllos proceden. Estas últimas se hacen visibles con suma facilidad y constancia en los Rynchobdellidos, especialmente en la *Pontobdella muricata*, tratada por

(1) *Cajal (S. R.)*: Neuroglia y neurofibrillas del Lumbricus. (*Trab. del Lab. de Inv. Biol.*, tomo III, 1904).

(2) *Boule (L.)*: L'imprégnation des eléments nerveus du Lumbric par le nitrate d'argent (*Le Nevraxe*, vol. IX, 1907), y Recherches sur le système nerveux centrale normal du Lumbric. (*Le Nevraxe*, vol. X, 1909).

el alcohol amoniacal y el nitrato de plata al 4 ó 5 por 100. En la figura 20, que representa un corte transversal de la extremidad anterior de un ganglio medio de la cadena de aquella especie, obsérvase un cierto número de células (núms. 1 á 4 de la figura), evidentemente de naturaleza conjuntiva, de forma muy variada y colocadas sin excepción en las zonas ó territorios conjuntivos, tanto en la membrana perineural (1 y 2), como en los tabiques intercelulares (3) y en los estuches que rodean los cordones longitudinales. Abundan sobre todo en los extremos de los ganglios, y suelen ser frecuentes en los pliegues ó ángulos de reunión de dos membranas ó tabiques conjuntivos, pero nunca las hemos hallado en los territorios ocupados por las células nerviosas ni en el neuropilo.

Parece absolutamente innecesario decir que éstas son verdaderas células gliales, puesto que de su protoplasma se ven nacer las fibras que, entrelazándose de diverso modo, forman en las cubiertas y tabiques del ganglio el armazón fibrilar que parece sostener la substancia fundamental.

Ordinariamente de pequeño tamaño, estas células presentan un núcleo elipsoidal, rara vez esférico, relativamente voluminoso, algo excéntrico por lo general, siempre hialino y transparente (en las preparaciones hechas con el nitrato de plata) y en cuyo interior se descubre un nucleolo y uno ó dos corpúsculos más pequeños, teñidos, como aquél, de color negro ó muy obscuro, que les hace resaltar sobre el fondo completamente claro del núcleo. Su protoplasma, medianamente abundante, es granuloso en las proximidades del núcleo y se dispone, en las zonas periféricas, en fibras más ó menos robustas, las fibras neuróglicas, que marchando por las prolongaciones celulares, van á distribuirse en el neurilema, en la cápsula interna ó en los tabiques y, en general, á los distintos territorios ganglionares. Del cuerpo celular nacen unas veces dos prolongaciones (fig. 21, A), otras veces tres (fig. 21, B), algunas veces más, que se dirigen en distintos sentidos, como puede verse en la fig. 20. Esta circunstancia habrá contribuído, sin duda, á que algunos autores hayan considerado estas células como idénticas á las llamadas células estrella-

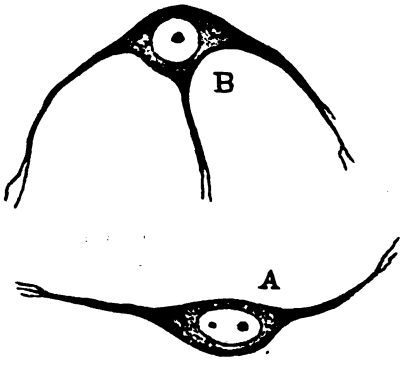


Fig. 21.— Células neuróglicas de la *Pontobdella muricata*.— A, Células con dos prolongaciones; B, Idem con tres prolongaciones.

das residentes en el neuropilo y en la zona celular de los Hirudíneos, del *Lumbricus* y quizá de todos los anélidos.

En las *Glossiphonia* los caracteres de los elementos neuróglicos son semejantes á los que presenta en la *Pontobdella;* pero en aquélla se tiñen simultáneamente con los nerviosos, por el alcohol amoniacal. En la figura 22, tomada de un corte transversal de la *Gl. bioculata?* se ven perfectamente teñidas las fibras neuróglicas en todos los territorios conjuntivos, hallándose algunas completamente aisladas y grandes trayectos (*f*) y células (*b*) análogas á las de la *Pontobdella*.

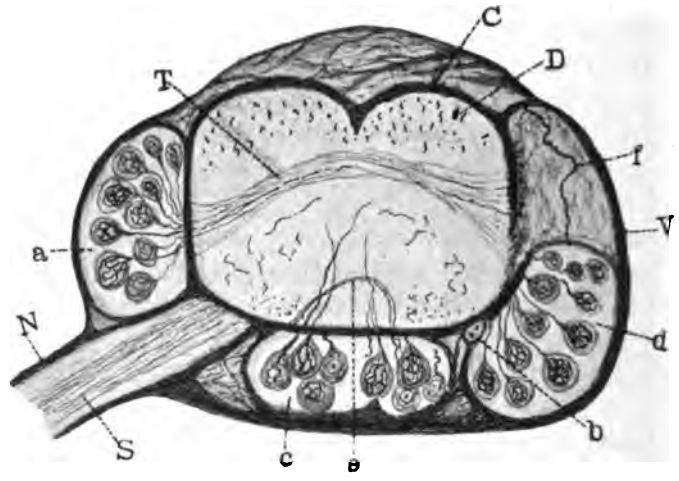


Fig. 22. — Corte transversal de un ganglio medio de la *Glossiphonia bioculata?* — V, Cápsula externa; C, Idem interna; D, Manojo dorsal de fibras longitudinales; T, Comisura transversa dorsal; N, Cubierta del nervio; S, Elementos fibrilares del mismo. — *a*, Grupo dorsal de células; *d*, Idem anterolateral; *c*, Idem ventral medio; *e*, Fibras de la comisura transversa ventral; *b*, Célula neuróglica; *f*, Fibra de neuroglia.

Análoga á éstas parece ser la célula representada por Boule en la figura 9 de su notable trabajo varias veces citado sobre la *Lombriz de tierra* (1); el sabio investigador no indica el punto del ganglio de donde procede; pero como considera neuróglicas todas las células no nerviosas residentes en los ganglios de dicha especie, identifica aquélla con las existentes en la substancia plexiforme y la zona celular, aun cuando reconoce entre unas y otras diferencias apreciables.

A esta identificación, á nuestro juicio injustificada, se debe, en parte al menos, la confusión y obscuridad que reina en lo concerniente á la definición de la neuroglia en los anélidos; pero es evidente, y así pare-

(1) *Boule (L.)*: Recherches sur le système nerveux central normal du Lumbric. (*Le Nevraxe*, vol. X, 1909).

ce haberlo comprobado el mismo Boule, neurólogo competentísimo y el último que se ha ocupado, con gran habilidad y destreza ciertamente, de estos asuntos, que aquellos elementos no son todos de idéntica naturaleza, puesto que se comportan de muy distinto modo con los reactivos. En efecto, empleando el método del nitrato de plata reducido, ha teñido muchas veces en el *Lumbricus*, como lo hemos hecho también nosotros, el armazón de fibras neuróglicas descrito por Cajal, y, sin embargo, en estas preparaciones el neuropilo y la zona celular aparecen, incoloro el primero, ligeramente teñida de amarillo la segunda, libres por completo ó casi por completo de elementos fibrilares (excepto en los punto de separación de los lóbulos en que se albergan las células nerviosas) y más exentos aún de células neuróglicas, de las que ni Cajal ni nosotros hemos hallado el menor indicio. No es, pues, lógico pensar que estos elementos, aun siendo, como parecen ser, prolongaciones de células no nerviosas, «constituent—como dice Boule—le feutrage serré qui englobe les cellules nerveuses périphériques, et forment, dans le *neuropile*, un treillis inextricable que traversent, longitudinalement et transversalement les prolongements nerveux» (1). Ese enrejado ó especie de fieltro está, pues, formado por otros elementos que no se tiñen por el nitrato de plata (fórmulas de la neuroglia); tal vez esté constituído por las prolongaciones de las células llamadas estrelladas, descritas por Rohde, Apathy, Retzius y otros autores, tanto en el *Lumbricus* como en algunos hirudíneos.

Pero estas células estrelladas no han sido consideradas como células gliales por todos los autores; el mismo Apathy, con cuyas opiniones se muestra enteramente conforme Boule, asigna á las células de esta clase existentes en el neuropilo una naturaleza semi-nerviosa y semi-conjuntiva, y aun cuando esta concepción de una doble naturaleza nos parece completamente desprovista de sentido, en el orden morfológico como en el fisiológico, demuestra bien claramente que, para el sabio neurólogo húngaro, esas células no son de naturaleza neuróglica. Tal vez Rohde estaba más cerca de la verdad al atribuir á esas células el carácter de elementos de sostén refiriéndose sólo á su naturaleza conjuntiva.

Nosotros, que las hemos observado también en la substancia plexiforme y entre las células ganglionares (nerviosas) de los *Gnathobdellidos* (*Hirudo*, *Hæmopis*, etc.) y de los *Rhynchobdellidos* (*Pontobdella*, *Glossiphonia*), creemos que no hay motivo alguno para atribuirles absolutamente nada de naturaleza nerviosa, sino que son conjuntivas, aunque distintas de las neuróglicas. Ellas parecen relativamente escasas, sobre

(1) *Boule (L.)*: Op. cit.

todo en la substancia plexiforme, y aunque aparentemente diseminadas sin orden alguno, tal vez obedecen á una distribución constante, puesto que algunas están siempre situadas en los mismos puntos. Entre éstas merecen especial mención unas, generalmente de gran tamaño, que en cortes transversales del *Hæmopis sanguisuga* (figs. 23, 29 y 41) y del *Hirudo medicinalis* (fig. 43), se hallan en la parte inferior y media de la substancia plexiforme sobre el ángulo más ó menos obtuso que en esta región forma la cápsula interna al pasar de una á otra mitad del ganglio y por debajo de los manojos de fibras cordonales longitudinales impar y centrales que constantemente aparecen en dichos cortes.

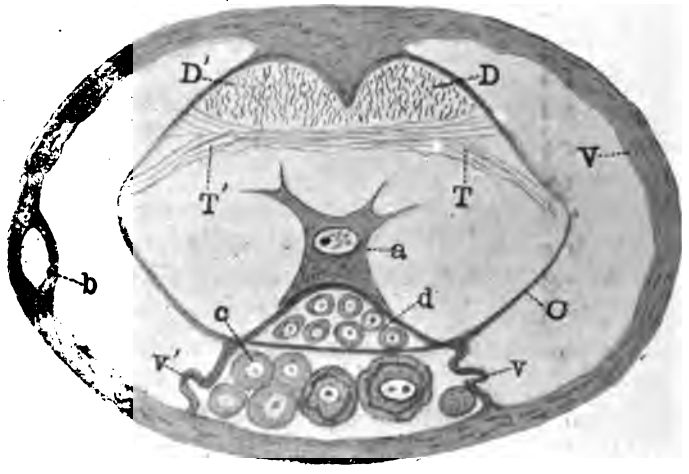


Fig. 23. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*. — V, Cápsula externa; C, Cápsula interna; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales. — T, T', Comisura dorsal transvarsa; *a*, Célula estrellada; *b*, Célula probablemente neuróglica; *c*, *d*, Grupos de células nerviosas de los lóbulos ventrales medios; *v*, *v'*, Tabiques conjuntivos ventrales.

Estas células, cuyo núcleo es grueso y el protoplasma abundante y granuloso, se tiñen de amarillo pálido por el nitrato de plata, apareciendo sus contornos tan poco visibles que ordinariamente no es fácil distinguirlos de la substancia fundamental que las rodea ni precisar los límites, tanto del cuerpo como de las prolongaciones que de él emanan. Con la hematoxilina ferruginosa de Heidenhain el núcleo se tiñe de negro y el protoplasma de un tono grisáceo con los contornos tan mal limitados como con el procedimiento anterior; y en nuestras preparaciones hechas con el cloruro de oro, según el método de Apathy (Nachvergoldung), aparecen teñidas de color rosa poco intenso y muestran en su protoplasma un retículo fibrilar de tan extremada delicadeza que supera á los más

delgados hilos de los elementos neurofibrilares, en los nodos de cuya red se observa un pequeño nudo ó abultamiento. Este retículo parece patrimonio exclusivo de las células estrelladas, pues no hemos logrado observarlo en ninguna otra clase de corpúsculos ganglionares.

Diseminados en el neurilema de los ganglios medios, tanto de los *Rhynchobdellidos* como de los *Gnathobdellidos* y, por consiguiente, en plena formación conjuntiva, se observan con suma frecuencia en preparaciones no tratadas por los métodos de coloración de la neuroglia, un cierto número de núcleos, al parecer independientes ó por lo menos sin que se puedan distinguir con claridad los cuerpos de las células á que pertenecen. En la *Pontobdella muricata*, tratada por el alcohol solo (sin amoníaco), en que son bastante abundantes, se reconoce al primer golpe de vista que dichos corpúsculos pertenecen á distintas categorías (figs. 40 y 44). Unos, señalados con el núm. 1 en dichas figuras, parecen pertenecer á células neuróglicas mal impregnadas (la fijación por el alcohol apenas tiñe aquí la neuroglia), cuyos contornos no se hacen perceptibles; pero su forma oval, su aspecto general, el escaso número de corpúsculos que contienen (uno ó dos, como las células de neuroglia) y porque á cierta distancia de sus polos se distinguen, aunque de manera confusa, algunas fibrillas sumamente pálidas, nos inclinamos á pensar en su naturaleza neuróglica. Otros núcleos, los señalados en nuestras figuras con números impares (3, 5, 7, etc.), parecen ofrecer ciertas analogías con los precedentes, pero difieren de ellos por muchos caracteres; su forma es casi constantemente esférica; ordinariamente aparecen incoloros y transparentes y presentan en su interior un número casi siempre considerable de pequeños corpúsculos ó granos redondeados de color negro que resaltan perfectamente sobre el fondo transparente. Algunas veces existe cerca de los polos una cierta cantidad de protoplasma de aspecto granuloso ó algo fibrilar (3, fig. 44), pero nada se observa que indique contorno del cuerpo celular.

Hay, por último, diseminados entre los anteriores otros núcleos en nuestras figuras 40 y 44 señalados con números pares (2, 4, 6, etc.) sumamente distintos de los precedentes; su forma es siempre bastante alargada y cilindroidea, con los extremos unas veces agudos, otras redondeados, ya rectilíneos, ya encorvados y aun algunas veces como estrangulados en su medio; ordinariamente aparecen teñidos de color pardo más ó menos obscuro y constantemente más claro en el centro que en la periferia; su posición y orientación son sumamente variables y abundan mucho más en la superficie dorsal que en la ventral del ganglio.

En los *Gnathobdellidos*, los núcleos de la membrana neural parecen menos frecuentes y de ordinario se tiñen con poca intensidad, distin-

guiéndose apenas entre la substancia fundamental y las fibras neuróglicas. En cambio suelen observarse en el surco dorsal, esto es, en el ángulo diedro que forma la cápsula interna al penetrar por cada lado entre los dos núcleos plexiformes, una célula ó mejor una serie de células, una de las cuales representamos en *a* (fig. 24); es un corpúsculo de forma triangular ó prismática, con protoplasma abundante, núcleo grande provisto de un nucleolo bastante grueso colocado muy excéntricamente hacia el lado dorsal y situado inmediatamente debajo de la membrana nuclear. De los ángulos supero-laterales del cuerpo nacen prolongaciones de aspecto vagamente fibrilar, por cuya razón nos inclinamos á creer que sean de naturaleza neuróglica, aunque juzgamos precisas nuevas observaciones para poder decidir con acierto cuál sea su verdadera naturaleza.

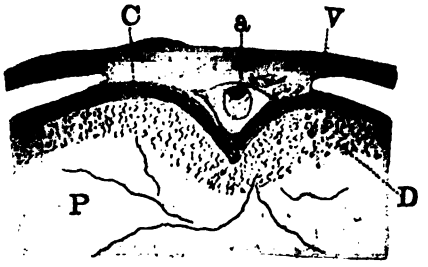


Fig. 24.—Porción dorsal media de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*.—V, Cápsula externa; C. Cápsula interna; D, Manojo dorsal de fibras longitudinales; P, Substancia plexiforme; *a*, Célula conjuntiva. (Prism. dib. Leitz, obj. 6, lon. 185 números red. $^1/_2$).

b) Células nerviosas.

* *Morfología externa y distribución.*

La formación celular no está uniformemente extendida bajo el neurilema, envolviendo por completo la substancia plexiforme; como había indicado François y observaron después Rohde, Apathy, Retzius, Havet, Cajal y cuantos se han ocupado de este asunto, las células ganglionares sólo cubren las regiones ventral y laterales del ganglio, hallándose la dorsal ó superior desprovista de ellas á ambos lados de la línea media, en una porción ordinariamente bastante extensa, aunque variable, no sólo con las especies, sino también en los distintos ganglios de cada una de éstas. Por otra parte, tampoco están uniformemente distribuídas en una capa de igual espesor, sino que se acumulan en mayor número en ciertas regiones un poco variables según las especies: en los Gnathobdellidos son más abundantes en la zona ventral media y alrededor de las raíces de los nervios laterales; en los Rhynchobdellidos, especialmente en la *Pontobdella*, las masas más considerables están situadas en las re-

giones laterales y á su través pasa la única raíz nerviosa que nace de cada lado del ganglio.

Las células no están dispuestas tampoco en estratos ó capas regularmente superpuestas, sino colocadas irregularmente, ocupando unas los espacios que entre sí dejan las otras, pero constantemente distribuídas en un cierto número de grupos enteramente independientes, separados unos de otros por los tabiques ó láminas conjuntivas de que antes hemos hecho mención. Estos grupos ó masas celulares se manifiestan en la superficie externa de los ganglios por abultamientos que les dan aspecto abullonado ó lobulado.

Mas conviene consignar aquí, para evitar posibles errores, que la formación celular está confinada en el espacio comprendido entre las dos zonas conjuntivas que hemos designado con los nombres de cápsulas interna y externa, perfectamente limitada, tanto interior como exteriormente, por una capa de tejido conjuntivo que parece constituir barrera infranqueable para los corpúsculos nerviosos; jamás hemos hallado ni en los Rhynchobdellidos ni en los Gnathobdellidos células ganglionares (nerviosas) situadas por dentro del contorno exterior de la substancia plexiforme (*Punktsubstanz*). En los *Dina* (D. Blaisei, Blanch), que parecen ser las formas representantes de los *Nephelis* en nuestra Península, hemos observado, en el interior de los ganglios, un grupo de corpúsculos bastante semejante, por su situación y caracteres, al descrito por Havet en la substancia punteada del *Nephelis vulgaris* y otras especies de gusanos, entre las cuales parece incluir al *Hirudo medicinalis*, en que dice haber hallado todas las disposiciones descritas al tratar de aquella especie y del *Clepsine*. Retzius parece participar también de esta opinión; mas el ilustre sabio sueco se refiere á observaciones hechas sobre ganglios enteros coloreados con el azul de metileno, en los cuales no es fácil determinar, en las vistas horizontales, que es como de ordinario se observan, la verdadera posición de los elementos ganglionares. Por otra parte, aunque hay en los Hirudíneos células ganglionares situadas á todas las alturas en el plano medio de los ganglios y en sus inmediaciones, esas células están constantemente situadas, como luego veremos, no sólo por fuera de la substancia plexiforme, sino también por fuera de la cápsula interna que la rodea, entre ésta y la membrana neural periférica.

En cuanto al grupo de células centrales de los ganglios de la *Dina Blaisei*, aunque no hemos logrado estudiar los *Nephelis*, que deben ser muy escasos en España (1), parece presentar grandes analogías con el

(1) Hasta ahora sólo se ha citado de la Península Ibérica, que nosotros sepamos, el *Nephelis octoculata* (Bergmann), de cuya especie posee el Museo de Historia natural de Madrid únicamente dos ó tres ejemplares.

de éstos, á juzgar por las magníficas descripciones y láminas del trabajo del ilustre sabio Director del Colegio de Gheel, que dan idea exacta de ellos. De dichos grupos ó de sus inmediaciones nacen en una y otra especie algunas fibras relativamente robustas, al menos en el *Dina* sometido á la acción del nitrato de plata, que se dirigen hacia el nervio periférico del lado correspondiente; pero en cuanto á la naturaleza de esas células y aun de esas fibras, nos abstenemos de emitir juicio definitivo porque los datos con que contamos nos parecen aún insuficientes para formurlarlo, limitándonos por ahora á indicar la analogía que, respecto de este punto, existe entre los *Dina* y los *Nephelis*, y que ese carácter puede considerarse como diferencial entre estos dos géneros y los demás Hirudíneos, al menos los estudiados por nosotros, puesto que nunca hemos hallado, aun cuando lo hemos procurado con insistencia, nada que recuerde el aludido grupo de células centrales ni en el *Hirudo*, ni en *Hæmopis*, ni en *Limnatis*, ni en la *Pontobdella*, ni en las *Glossiphonia*, á pesar de que estas últimas pertenecen á la familia de los Clepsínidos y aun al mismo género *Clepsine*, del que aquel es sinónimo, al menos en parte.

En algunos cortes transversales, especialmente en los correspondientes á las extremidades anterior y posterior de los ganglios, y en los horizontales, obsérvanse con relativa frecuencia ciertas células formando un grupo situado en el plano medio, y por consiguiente podría creerse, sirviéndose sólo de los métodos que no tiñen más que las células nerviosas (Golgi, azul de metileno de Ehrlich, Nissl), que aquéllas residen en plena substancia plexiforme; mas á poco que se trate de determinar su verdadera posición, empleando los métodos que tiñen simultáneamente los elementos nervioso y conjuntivo de los ganglios (el nitrato de plata reducido, hematoxilina férrica de Heidenhain, cloruro de oro, etc.), se reconoce con facilidad que dichos corpúsculos pertenecen á los lóbulos ventrales medios, y ocupan el *seno ventral*, de que luego hablaremos, hallándose, en consecuencia, por fuera del contorno conjuntivo que rodea la substancia puntiforme. Otras veces, también en cortes transversales, pero conteniendo las raíces de los nervios laterales, se ven con suma frecuencia células en número variable, á veces bastante considerable, que parecen hallarse colocados por dentro del origen de dichas raíces, entre las fibras de éstas, y por tanto en plena substancia reticular (*Punktsubstanz*); mas si se procura determinar su verdadera situación, especialmente valiéndose de cortes horizontales, se reconoce que aquellas células están situadas ya delante, ya detrás de las raíces nerviosas, constantemente encerradas entre las cápsulas externa é interna del ganglio y que pertenecen á los lóbulos laterales anteriores, medios ó poste-

riores en que la formación celular se halla dividida. Normalmente no hay células nerviosas en la substancia plexiforme de los Hirudíneos, á excepción de los *Nephelis* y sus afines los *Dina*, si se confirmase la naturaleza nerviosa del grupo de células observadas por Havet en los ganglios del primero de estos géneros. En los demás Hirudíneos por nosotros estudiados, y aun en los Dina, las células que residen en el neuropilo, á excepción del grupo citado, son de naturaleza no nerviosa, acaso todas ellas de naturaleza conjuntiva.

Aunque la distribución de las células nerviosas en los ganglios ha sido muy bien estudiada por los muchos sabios que de ella se han ocupado, creemos conveniente resumir los principales hechos que el método del nitrato de plata reducido suministra respecto de este asunto.

Para determinar la posición y relaciones de los diferentes grupos que las células forman en cada ganglio, creemos necesario, ó por lo menos muy conveniente, estudiarlas tanto en cortes horizontales como transversales, y aun acaso también sagitales, aunque éstos nos parecen menos necesarios, puesto que si sólo se hace uso de unos con exclusión de los otros, siempre resultarán incompletas las observaciones. Mas conviene tener presente que, cualesquiera que sean los cortes, las disposiciones que en ellos pueden observarse varían mucho según la zona del ganglio que comprenden y la especie á que pertenezcan.

En los Gnathobdellidos, por ejemplo, si los cortes alcanzan solamente el casquete ventral medio del ganglio ó se acercan ligeramente á la comisura posterior, como sucede en el representado en la fig. 13, que pertenece al *Hæmopis sanguisuga*, la formación celular aparece dividida por los cinco tabiques antes mencionados, en cuatro masas ó focos: dos medias, una anterior (*l. a.*) y otra posterior (*l. p.*), y otras dos laterales, una derecha (*l. l. d.*) y otra izquierda (*l. l. i.*) respectivamente.

Mucho más instructivos y completos son los datos suministrados por cortes que se acerquen más al plano ecuatorial del ganglio; pero pasando también por debajo de las raíces de los nervios, sin llegar á alcanzarlas, como sucede en el que representa nuestra fig. 25, que pertenece al mismo ganglio que el de la figura anteriormente citada. En ella se observa que el lóbulo posterior y los laterales apenas han sufrido modificación; pero el lóbulo ó foco anterior aparece dividido en tres porciones; una media, que puede considerarse como equivalente al lóbulo anterior de la fig. 13, y dos laterales que en ésta no tenían representación ó estaba sólo insinuada en el lado izquierdo. De este modo queda la formación celular ventral del ganglio dividida en los seis lóbulos siguientes: dos medios, uno anterior (*l. m. a.*) y otro posterior (*l. p.*); dos laterales anteriores, derecho (*l. a. d.*) é izquierdo (*l. a. i.*) respectivamente, y dos

laterales posteriores, derecho uno (*l. l. d.*) é izquierdo el otro (*l. l. i.*). Estos seis focos ó lóbulos corresponden á los descritos por Apathy y representados en su fig. 1 de la tabla 24, aun cuando el corte que representa debía ser bastante oblicuo hacia arriba y atrás, por cuya causa el lóbulo medio anterior parece no alcanzar al extremo del ganglio.

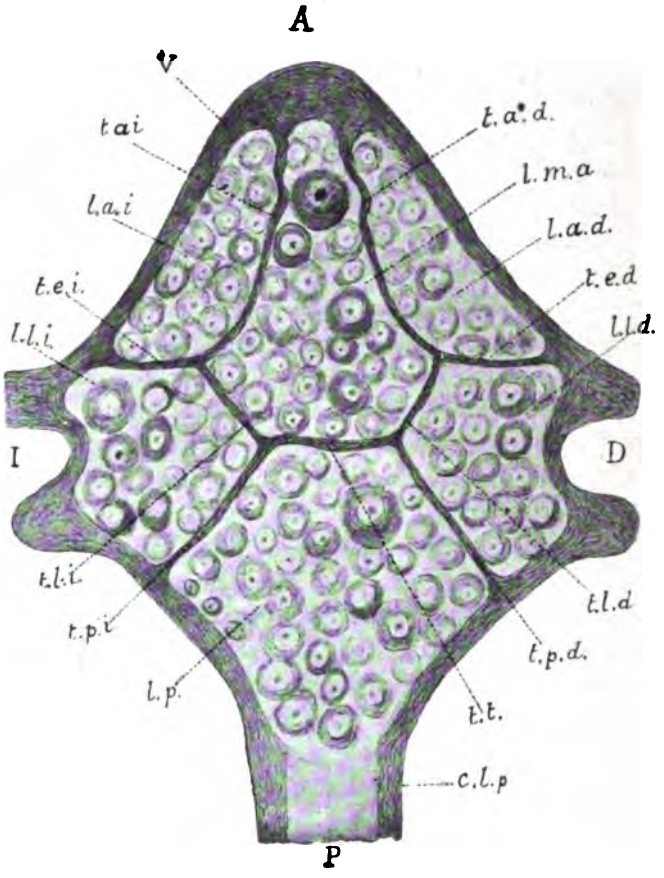


Fig. 25. — Corte horizontal del mismo ganglio de la fig. 13 (*Hæmopis sanguisuga*) pasando inmediatamente por debajo de las raíces de los nervios. — A, Parte anterior; P, Idem posterior; D, Idem derecha; I, Idem izquierda; *t.t.*, Tabique transverso; *t.l.d.*, *t.l.i.*, Tabiques laterales; *t.a.d.*, *t.a.i.*, Idem anteriores; *t.e.d.*, *t.e.i.*, Idem externos ó porciones externas de los tabiques anteriores; *t.p.d.*, *t.p.i.*, Idem posteriores; *l.m.a.*, *l.p.*, Lóbulos celulares medios anterior y posterior; *l.a.d.*, *l.a.i.*, Idem laterales anteriores; *l.l.d.*, *l.l.i.*, Idem íd. medios; V, Cápsula externa del ganglio; *c.l.p.*, Comisura longitudinal posterior.

Si los cortes pasan al nivel de los nervios, la formación celular ofrece aspecto bastante semejante al que presenta en las preparaciones hechas con el azul de metileno en vivo vistas por el lado dorsal, sobre todo si se

tiene cuidado de no enfocar planos muy profundos. En unos y otras aparece ordinariamente la formación celular dividida, como han observado Retzius, Apathy y otros autores, en ocho focos ó paquetes, de los cuales seis están situados en la zona periférica, limitados por los cordones longitudinales y las raíces de los nervios laterales y los otros dos en el interior del ganglio, entre las dos mitades de la substancia plexiforme. De los seis focos celulares periféricos, dos son anteriores y están situados entre el cordón longitudinal anterior y las raíces de los nervios anteriores, y forman parte de los lóbulos antero-laterales que hemos indicado en la región ventral; otros dos, que llamaremos medios, están situados entre las raíces de los nervios anteriores y posteriores, y corresponden á los lóbulos ventrales laterales; los otros dos son posteriores, están situados entre las raíces de los nervios posteriores y el cordón posterior, y las células que los forman corresponden al lóbulo medio ventral posterior.

En cuanto á los focos centrales, uno es posterior (*m*, figs. 30, 33 y 34; CP, láms. I y V), y otro anterior (*d*, figs. 32 y 33; *c a'*, lám. V), y están situados en unas escotaduras ó concavidades que forman los elementos cordonales de la substancia plexiforme, á poca distancia de los extremos respectivos del ganglio. Las células que los constituyen, escasas en las regiones dorsales, son más abundantes á medida que la zona del corte desciende, y no pertenecen á focos especiales independientes, sino que forman parte de los ventrales medios anterior y posterior, respectivamente: en realidad, los dos focos centrales están formados por las células que ocupan las dos porciones ensanchadas, anterior y posterior del seno ventral que, como veremos en los cortes transversales, es la continuación de los lóbulos ventrales entre las dos mitades del ganglio.

Se ve, pues, que á pesar del aspecto tan distinto por el número, forma y posición de los focos en que las células aparecen agrupadas en los cortes horizontales, se reducen siempre á los seis lóbulos antes descritos.

En la *Pontobdella muricata*, en que de cada ganglio nace solamente un par de nervios, el aspecto de los cortes horizontales que pasan al nivel de éstos (fig. 26), ofrecen aspecto muy distinto del que acabamos de ver en los Gnathobdellidos; la formación celular se presenta dividida en cuatro focos laterales, dos anteriores (*l. a.* y *l. a'.*), y dos posteriores (*l. p.* y *l. p'.*) derecho é izquierdo, respectivamente, y algunas veces se observan también los grupos centrales correspondientes á los de los Gnathobdellidos; pero esto sólo suele suceder en cortes relativamente bajos, es decir, próximos á las zonas ventrales, lo que significa que el seno ventral es menos profundo que en aquéllos. Por lo demás, en unos como en otros estos focos deben ser sumamente variables, según los ganglios á que correspondan, pues son muchas las preparaciones hechas

con muy diversos métodos (Nissl, hematoxilina, azul de metileno, nitrato de plata, etc.) en que no hemos podido observarlos, sin que este resultado pueda atribuirse á defectos de coloración.

Mas á pesar de estas diferencias tan considerables, en la *Pontobdella* y en todos los Rhynchobdellidos por nosotros estudiados, la formación celular está dividida, á semejanza de lo que dejamos dicho para los Gnathobdellidos, en seis lóbulos, de disposición y forma variable, según las

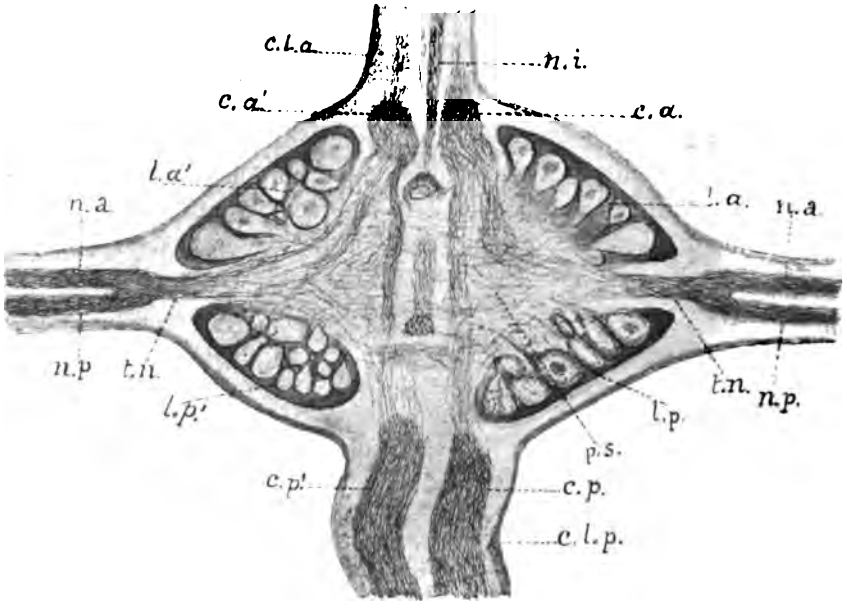


Fig. 26. — Corte horizontal de un ganglio medio de la cadena de la *Pontobdella muricata*. — *c. l. a.*, Comisura longitudinal anterior; *n. i.*, Fibras del manojo comisural central ó cordón impar; *c. a'.* y *c. a'.*, Manojos de fibras cordonales, anteriores, derecho é izquierdo; *l. a.* y *l. a'.*, Lóbulos ó focos celulares, laterales, anteriores, derecho é izquierdo; *l. p.* y *l. p'.*, Idem posteriores derecho é izquierdo; *t. n.* y *t. n'.*, Manojos que forman en cada lado la única raíz nerviosa, de la cual nacen, por bifurcación á su salida del ganglio, dos ramas, una anterior (*n. a.*), y otra posterior (*n. p.*) que forman el origen de los nervios periféricos; *p. s.*, Substancia plexiforme; *c. l. p.*, Comisura longitudinal posterior; *c. p.* y *c. p'.*, Manojos cordonales posteriores, derecho é izquierdo.

especies. En los ganglios de la *Pontobdella*, vistos por el lado ventral, obsérvanse dos surcos longitudinales, que corresponden á la inserción de dos tabiques conjuntivos, los cuales dividen la formación celular en tres bandas, una media y dos laterales, extendidas á lo largo del ganglio; estas bandas, así como los surcos que las separan, son cortados transversalmente por otro surco y tabique, que se extiende de un lado á otro, pasando por las raíces de los nervios laterales, quedando así dividida la zona celular en seis lóbulos ó recintos análogos á los observados en los

Gnathobdellidos; dos medios, uno anterior y otro posterior; dos anteriores, uno derecho y otro izquierdo, y dos posteriores, derecho é izquierdo respectivamente. Pero en la *Pontobdella* las células de los focos dorsales y las que rodean las raíces nerviosas pertenecen á los lóbulos laterales, quedando los lóbulos medios completamente ocultos en la superficie inferior, en la que forman una banda longitudinal casi de igual anchura en toda su longitud, mientras en el *Hirudo*, *Hæmopis*, etc., los focos dorsales y laterales posteriores dependen del lóbulo ventral posterior.

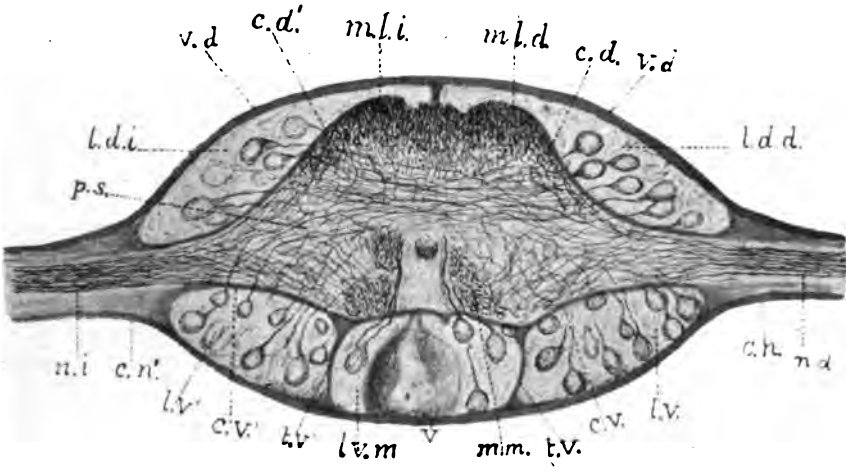


Fig. 27. — Corte transversal de un ganglio medio de la cadena de la *Pontobdella muricata*. — *V*, Hoja ventral, y *v.d.*, hoja dorsal de la cápsula externa del ganglio; *c.d.*, *c.d'.*, Porciones derecha é izquierda de la hoja dorsal de la cápsula interna; *c.v.*, *c.v'.*, Porciones derecha é izquierda de la hoja ventral de la misma; *m.l.d.*, *m.l.i.*, Manojos dorsales de fibras longitudinales; *l.d.d.*, *l.d.i.*, Focos dorsales de células ganglionares, *l.v.*, *l.v'*, Idem íd. ventrales laterales; *l.v.m*, Idem íd., ventral medio; *p.s.*, Substancia plexiforme; *m.m.*, Manojos ventrales de fibras longitudinales; *c.n.*, *c.n'*, Cápsula conjuntiva de los nervios; *n.d.*, *n.i.*, Fibras que circulan por los nervios.

En cortes transversales el aspecto y distribución de las masas celulares es también muy distintos, según la zona que comprendan. Si pasan por los nervios laterales (fig. 27), éstos dividen la formación celular en dos porciones, una dorsal y otra ventral. La primera está constituída por dos grupos, generalmente bastante voluminosos, uno de cada lado, bastante distantes del plano medio, que por su situación pueden denominarse grupos dorsales, derecho (*l. d. d.*) é izquierdo (*l. d. i.*), respectivamente: mas conviene advertir que estos dos grupos no son, como á primera vista parece, independientes de las masas en que, como antes hemos dicho, la formación celular se halla dividida, sino que se continúan alrededor de las raíces de los nervios, con los lóbulos laterales correspondientes. La segunda ó ventral se extiende de uno á otro nervio, llenando

el espacio limitado por éstos en los lados, la membrana neural por abajo y el contorno inferior de la substancia plexiforme ó cápsula interna por arriba.

Esta última masa celular hállase dividida por los dos tabiques conjuntivos (*t. v.* y *t. v.'*, fig. 27) ya mencionados, que se extienden entre las cápsulas externa é interna, en tres grupos bien distintos: dos laterales, uno derecho (*l. v.*) y otro izquierdo (*l. v.'*), y uno medio (*l. v. m.*). Este se eleva en la región media á mayor ó menor altura en el espacio angular que entre sí dejan los dos núcleos de la substancia plexiforme el *seno*

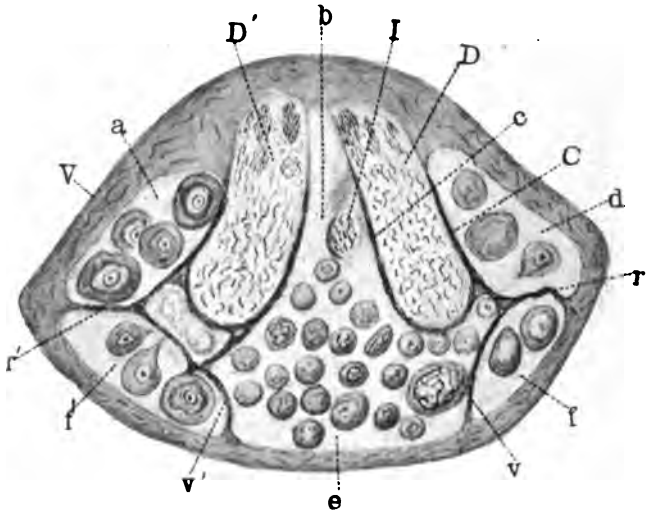


Fig. 28. — Corte transversal del extremo anterior de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*. — V, Cápsula externa; *a*, *d*, Grupos ó focos de células dorsales; *f*, *f*, Idem ventrales laterales; *e*, Idem ventral medio; *b*, Seno ventral; I, Manojo impar de fibras longitudinales; D, D', Idem cordonales de ídem; C, *c*, Cápsula interna; *v*, *v'*, Tabiques conjuntivos ventrales; *r*, *r'*, Idem laterales.

ventral (fig. 28, *b*), el cual es relativamente poco profundo en el centro del ganglio y va elevándose á mayor altura hacia adelante y hacia atrás, de manera que junto á los extremos del núcleo plexiforme comunica con otra hendidura ó canal semejante, aunque menos profundo, situado en el plano dorsal, al cual, por analogía, se denomina *seno dorsal*. Cerca de los extremos anterior y posterior de la substancia plexiforme se ensanchan estos senos, permitiendo á las células de los lóbulos ventrales medios elevarse hasta cerca del plano dorsal (en los Gnatobdellidos) ó á alturas algo menores (en algunos Rhynchobdellidos), y estos dos grupos de células son los que forman los focos centrales de que hemos hecho mención al ocuparnos de los cortes y vistas horizontales de los ganglios.

Cuando los cortes corresponden á las porciones anterior ó posterior de los ganglios, de manera que no alcancen las raíces de los nervios, la formación celular rodea casi por completo (excepto la porción dorsal desprovista de células) á la substancia plexiforme; unas veces aparece dividida por los dos tabiques inferiores en tres grupos, uno ventral medio y dos laterales que se elevan por los lados hasta la parte superior; pero con mucha frecuencia se observan, además de esos dos tabiques (fig. 28, *v* y *v'*), que separan el lóbulo medio (*e*) de los laterales, otros dos (*r*, *r'*) que dividen la masa lateral de cada lado en dos porciones, una dorsal (*a*, *d*) y otra ventral (*f*, *f'*). Parece como si existiese un tabique horizontal por delante del par anterior de nervios y otro por detrás del posterior que dividiese las masas celulares laterales en dos lóbulos ó focos, uno superior y otro inferior; pero este punto exige por nuestra parte más detenido estudio.

Otro fenómeno algo semejante al precedente y tampoco fácil de interpretar por nuestra parte, se presenta con alguna frecuencia en los Gnathobdellidos cuando los cortes transversales pasan entre los dos pares de nervios. Presenta algunas variedades, pero de casi todas ellas da idea la figura 29. En ella aparece el lóbulo ventral medio con sus caracteres normales y típicos, pero el foco lateral de células se ve dividido, en el lado derecho, en tres grupos: uno inferior, en el que se hallan las células *h*; otro superior, en el que residen las células *d* y *e*, y otro medio, comprendido entre los dos tabiques *f* y *g*; en el lado izquierdo la disposición parece ser análoga, aunque sólo se distingue el tabique superior (*f'*). Parece como si entre los dos nervios, anterior y posterior de cada lado, se extendiesen dos tabiques oblícuos, cuyas secciones serían las observadas en nuestra figura. Mas como esta disposición es excepcional y á veces no existe más que uno de dichos tabiques, nos inclinamos á pensar que tal vez el hecho dependa de que, por ser algo oblicua la sección, aparecen en los cortes porciones de los lóbulos anterior, medio y posterior (lado derecho de nuestra figura) ó sólo de dos de ellos (lado izquierdo). Sin embargo, para concretar este punto necesitamos nuevas y más precisas observaciones.

Algunas veces se observa también en cortes transversales, comprendiendo la zona media del ganglio, la masa celular media ventral dividida en dos grupos ó capas superpuestas, una superior (fig. 23, *d*) que ocupa el seno ventral y otra inferior (*c*) situada debajo de aquélla. Mas esta aparente estratificación depende de que por haber sido cortado oblicuamente el tabique ventral transverso (*t*, *t*, figs. 13, 14 y 25), han quedado sobre la sección algunas células del lóbulo anterior y debajo de ella otras correspondientes al lóbulo posterior, ó viceversa.

Las células ganglionares de los Hirudíneos no presentan todas el mismo tamaño, antes, por el contrario, ofrecen en éstos, á semejanza de lo que sucede en los demás grupos de invertebrados, una gran variedad. Desde las células verdaderamente gigantescas cuya talla excede de una décima de milímetro, siendo, por tanto, visibles á la simple vista, hasta los pequeños corpúsculos cuyo volumen oscila alrededor de 10 μ, hállanse todas las gradaciones imaginables, no siendo, por tanto, cosa fácil es-

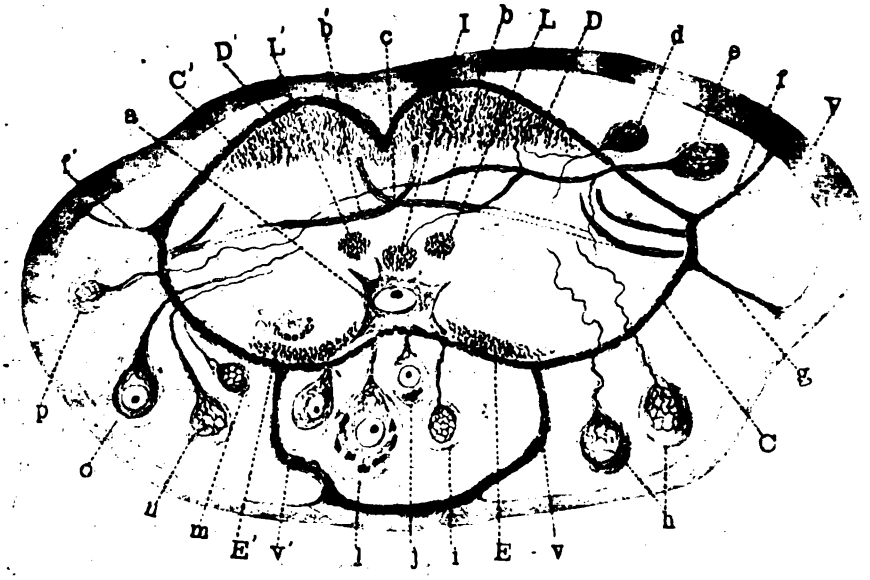


Fig. 29. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga* pasando entre los dos pares de nervios. — V, Cápsula externa; C, C', Cápsula interna; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales; E, E', Idem ventrales; I, Idem impar; L, L', Idem centrales; *a*, Célula estrellada; *b*, *b'*, Manojos de fibras que penetran por los nervios y cruzan (*c*) la línea media del ganglio; *d*, *e*, Células del foco dorsal derecho; *f*, *f'*, *g*, Tabiques conjuntivos laterales; *h*, Células del foco lateral derecho; *i*, *j*, *l*, Idem del ventral medio; *m*, *n*, *o*, *p*, Idem del lateral izquierdo; *v*, *v*, Tabiques ventrales.

tablecer una clasificación metódica basada en este solo carácter, en la que los grupos aparezcan separados de modo racional y lógico. Sin embargo, asociando al volumen algunos otros caracteres, podemos admitir la división adoptada por varios autores en las tres categorías ó grupos siguientes: células *grandes* ó *colosales*, *medianas* y *pequeñas*. Mas teniendo en cuenta que los tamaños máximos corresponden sólo á un número de células relativamente escaso, podrían establecerse los grupos entre las cifras siguientes, puramente arbitrarias sin duda, y á las cuales, por tanto, no se debe conceder un valor absoluto como límites de los grupos, sino considerarlas tan sólo como puntos de referencia que

pueden servir de guía en las comparaciones de los diversos tamaños: las pequeñas hasta 35 μ; las medianas de 35 á 60, y las grandes de más de 60 μ.

Por regla general, puede decirse que las células grandes están situadas en la periferia de los lóbulos en que yacen, y son particularmente abundantes en el lóbulo ventral medio anterior y en la proximidad de las raíces de los nervios laterales, mientras las pequeñas ocupan, de ordinario, el interior; pero no es raro hallar gruesas células en la profundidad de los focos, y en cuanto á las pequeñas y medianas, no solamente se hallan en las zonas profundas y medias, sino que suelen encontrarse, en mayor ó menor número, hasta en las zonas más superficiales, ya ocupando los espacios que dejan entre sí las gruesas células, ya en puntos donde faltan ó escasean éstas. Células medianas se encuentran tanto en las zonas superficiales como en las profundas.

Ya que no podamos ocuparnos aquí de la distribución de las distintas categorías de células en los ganglios, nos limitaremos á indicar la de algunas que por su gran tamaño ó por otras circunstancias merecen, á nuestro juicio, especial mención.

En la vecindad de la línea media, ocupando un plano profundo ó ventral de los ganglios medios de la cadena existen, acaso en todas las especies, dos células colosales, verdaderas células gigantes, como las denominan Retzius, Apathy y otros. Con el azul de metileno se colorean de azul pálido, aun en las preparaciones en que el reactivo ha obrado bastante tiempo y aparecen colocadas constantemente una delante de la otra, aunque casi siempre algo inclinadas una á cada lado del plano medio. En estas preparaciones (por el azul de metileno), como siempre se aplastan los ganglios enteros entre el porta y el cubre-objetos cuando están todavía blandos (aun en los montados en bálsamo), suele acentuarse la desviación de esas células (como de otras muchas), circunstancia que es desfavorable para el exacto conocimiento de su situación verdadera y causa de alguna diversidad de criterio entre los neurólogos. Así, Retzius, que hace un estudio bastante preciso y muy concienzudo de ellas, halla la anterior colocada unas veces á la derecha, otras á la izquierda de la posterior y más ó menos próximas á la línea media, unas veces la una y otras la otra, mientras Apathy afirma que, en su verdadera posición, la anterior ocupa la línea media y la posterior se halla colocada un poco hacia la derecha.

Nosotros las hemos encontrado, á semejanza de Retzius, en muy diversa posición: en nuestra lámina IV, la célula anterior (*c. g'*), está situada á la izquierda del plano medio y la posterior (*c. g*) á la derecha: en la lámina V están colocadas en orden inverso, la anterior á la derecha y la

posterior á la izquierda de la línea media, y las dos situadas más cerca de ésta; y por último, en la lámina VII, las dos están situadas en el plano medio y más separadas una de otra que en las dos disposiciones anteriores.

En cuanto á su posición con respecto á la masa total del ganglio, también presentan diferencias muy notables, aun en los distintos ganglios de una misma especie. Unas veces están ambas situadas en la mitad anterior y, por consiguiente, parece que deben residir en el lóbulo ventral medio anterior, por delante naturalmente del tabique transverso (lámina IV); mas en otros aparecen las dos próximamente en el centro de la masa ganglionar, por cuya razón cabe dudar si las dos yacen en el mismo lóbulo, ó si, por el contrario, como es más probable, pertenecen una al anterior y la otra al posterior (lámina V); finalmente, hay ganglios en que una está situada en la mitad anterior y otra en la posterior, según todas las apariencias, la primera en el lóbulo medio anterior y la segunda en el posterior (lám. VII). En este último caso suelen presentar tamaño bastante diferente, siendo la anterior (*c. g*) más gruesa que la posterior (*c. g'*).

Datos aún más precisos que el del azul de metileno suministra el método del nitrato de plata reducido que, mediante la fijación, conserva sin desplazamiento las células en su posición normal. En la fig. 30, tomada de un corte horizontal bastante bajo de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*, se ven las dos células gigantes en una posición muy semejante á la última de las anteriormente descritas; ambas están situadas en la línea media; una, la anterior (*c*) es muy grande, y la otra, la posterior (*g*), más pequeña; y en la fig. 32, que corresponde también al *Hirudo* y es casi completamente horizontal, se ve sólo una, situada en la mitad anterior.

Además del par de gruesas células de que acabamos de hacer mención, hállanse constantemente en los lóbulos ventrales medios otras varias, también de gran tamaño, que por su constante forma, posición y caracteres merecen ser mencionadas. En la fig. 31, tomada de un corte transversal del *Hirudo medicinalis*, las dos células (*k*, *k'*) dan idea de una de las disposiciones más frecuentes en esa región que se observa en todos los Hirudíneos, aunque algunas veces aparece una sola.

Situadas en el mismo plano ventral y extendiéndose desde cerca del plano medio hasta la raíz de los nervios laterales, existen, especialmente en los Gnathobdellidos (*Hirudo*, *Hæmopis*), ciertas células de gran talla que parecen formar una fila ó serie, algunas de las cuales hemos representado (figs. 31, 36, 37 y 43, *m*, *n*), y que constituyen un tipo morfológico interesantísimo, de que en otro lugar volveremos á ocuparnos.

En los lóbulos laterales hay también constantemente, ó cuando menos con suma frecuencia, un número variable, á veces considerable, de célululas notables por su tamaño. En la fig. 30 se ven cuatro gruesas células situadas á la derecha (*d*) y otras cuatro análogas á la izquierda (*b*), por delante de cada una de las dos raíces de los nervios del primer par; una en cada uno de los lóbulos medios entre los dos pares de nervios

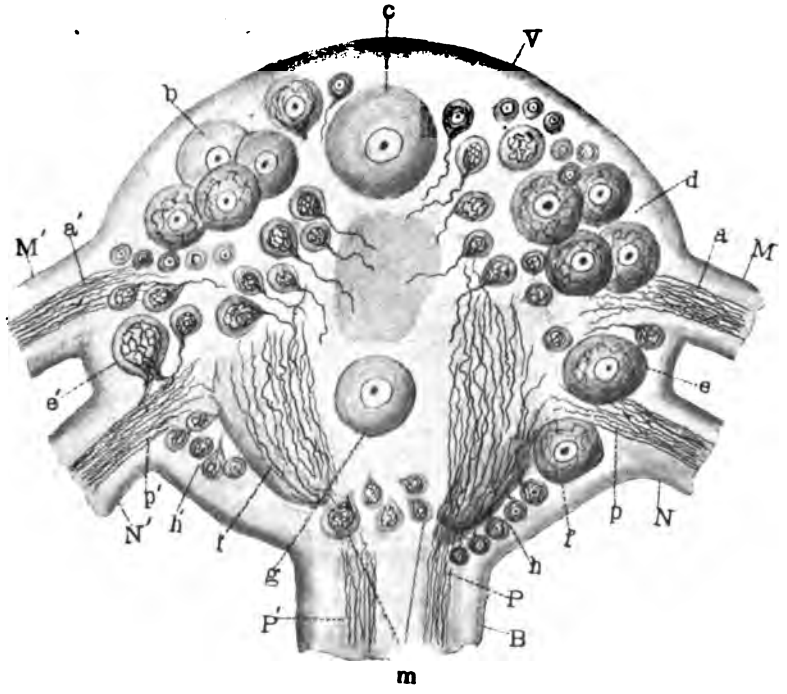


Fig. 30. — Corte horizontal un poco oblicuo de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — *b*, *d*, Grupos ó focos celulares antero-laterales; *e*, *e'*, Idem medios ó inter-radiculares; *f*, Gruesa célula del foco posterior derecho; *h*, *h'*, Grupos de células postero-laterales; *c*, Gruesa célula del lóbulo medio anterior; *g*, Idem del posterior; *m*, Grupo central posterior; V, Neurilema; M, M', Nervios anteriores con sus manojos de fibras *a*, *a'*; N, N', Idem posteriores con sus fibras *p*, *p'*; B, Comisura longitudinal posterior con sus manojos laterales de fibras P, P'; *i*, Fibras del manojo longitudinal ventral.

(*e*, *e'*), y otra detrás del nervio posterior del lado derecho (*f*), todas aproximadamente de la misma talla. Y conviene advertir que las células gruesas representadas en esta figura corresponden, en el corte de donde fué tomada, á un sólo plano focal, y que, haciendo variar el foco, se ven otras análogas, lo que prueba que las células gruesas son abundantes en las regiones laterales, en la vecindad de las raíces de los nervios. Los cortes transversales así lo demuestran, efectivamente, como se ve en la fig. 31, *m*; fig. 40, *b*, *n*; fig. 39 y 41, *m*, *n*, y fig. 44, *a*, *d*.

Estos mismos cortes denuncian algunas veces la existencia en los focos dorsales de gruesas células, que á veces ocupan las regiones más altas de la zona celular, como se observa en la fig. 31, *c*, *e*; mas ordinariamente estas regiones superiores están ocupadas por corpúsculos no tan grandes, sino medianos y aun pequeños.

En cuanto á las células pequeñas y medianas, suelen estar situadas, especialmente las primeras, en las zonas profundas; pero muchas veces se las encuentra en las periféricas, ocupando los huecos que dejan la

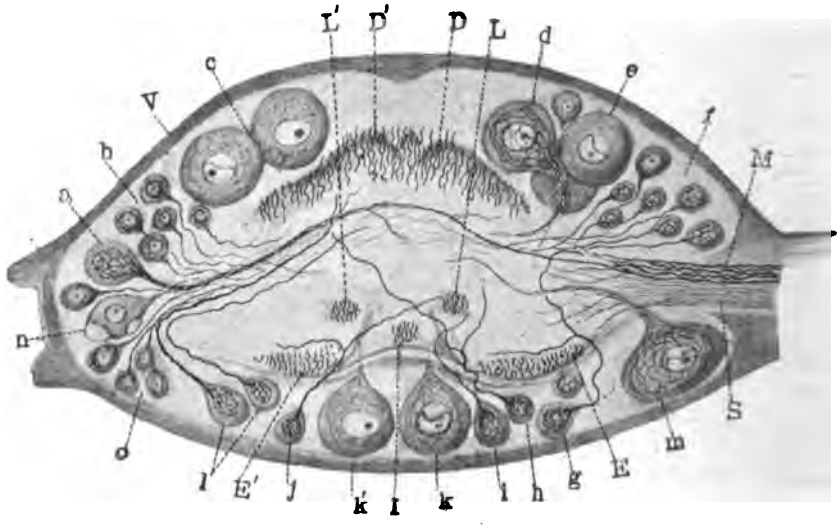


Fig. 31. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, C sula externa; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales; E, E', Idem trales; L, L', Idem centrales; I, Idem impar; M, Fibras motoras del nervio recho; S, Idem sensitivas del mismo; *a*, Célula del foco dorsal, cuya expans principal sale por el nervio del lado opuesto; *b*, *f*, Pequeñas células de los fo dorsales; *c*, *d*, *e*, Grandes células de los mismos; *m*, Idem del foco ventral later *g*, *l*, Células pequeñas ó medianas de los focos ventrales laterales; *h*, *i*, *j*, Idem lóbulo ventral medio; *k*, *k'*, Grandes células del mismo foco; *o*, Pequeñas célu de los focos laterales; *n*, Célula con vacuolas.

gruesas, aun en las capas más externas. La observación de nuestras figuras 31, 40 y otras, dará idea bastante clara de su distribución, que aquí no podemos describir.

El número de células de cada ganglio y aun de cada lóbulo, debe ser bastante semejante en los individuos de una misma especie, sea cualquiera el tamaño y la edad; mas seguramente se puede afirmar, sin temor de incurrir en grave error, que con frecuencia no es idéntico, á causa de que la variación individual introducirá, sin duda, en dicho número modificaciones análogas á las que se observan en otros órganos y

sistemas. Puesto que varía el número de ganglios, nada más lógico pensar que varíe también el número de sus células. Pero entre los distintos ganglios las diferencias (en cuanto al número de corpúsculos que contienen), es considerable; los tres ó cuatro que preceden al ganglio caudal tienen un número de ellos próximamente de $^1/_5$ á $^1/_{10}$ menor que los del medio del cuerpo, y de éstos nos ha parecido que son más numerosos en los correspondientes á los somites en que residen los órganos genitales que en los restantes. Por lo demás, el conocimiento del número exacto de los corpúsculos que componen cada uno de los ganglios, nos parece de escasísimo ó ningún valor.

La inmensa mayoría de las células nerviosas de los ganglios de los Hirudíneos son monopolares, por cuya causa no es de extrañar que la generalidad de los autores hayan creído que esa forma era la única adoptada por dichos corpúsculos; mas actualmente está fuera de duda la existencia de células bipolares, no sólo en las grandes masas terminales sobre todo en la anterior, sino también, aunque en menor número, en los ganglios medios de la cadena. Retzius observó alguna mediante el empleo del método del azul de metileno, y Cajal y nosotros varias con el del nitrato de plata reducido. Las monopolares son generalmente piriformes, con el polo grueso dirigido hacia la periferia y el delgado hacia el interior del ganglio; sin embargo, en algunos Rhynchobdellidos (*Pontobdella*, *Glossiphonia*) presentan muy frecuentemente la forma de un elipsoide prolongado bastante regular, cuyos polos apenas se diferencian, sobre todo en ciertos corpúsculos gruesos y colosales (fig. 40, *b*, *h* y figura 44, *a*). En las células unipolares, el polo interno ó delgado da origen á un pedículo que se continúa con la única expansión que de ellas nace, y que se prolonga, bifurcándose ó no, á mayor ó menor distancia del soma de donde toma origen, formando la *expansión principal* ó *cilindraxil*.

Las células bipolares son más ó menos elipsoidales, y originan en cada uno de los polos ó extremos del eje mayor una expansión análoga á la de las monopolares; pero se observa con frecuencia que los pedículos de origen de las expansiones tienden á acercarse el uno al otro, de modo que hasta llegan algunas veces á yuxtaponerse, en cuyo caso las dos expansiones nacen muy cerca la una de la otra (fig. 32, *j* y fig. 35, *e*, *e'*).

En los ganglios medios de la cadena no hemos hallado células nerviosas multipolores en ninguna de las especies que hemos estudiado; las que en ellos se han descrito como tales deben ser las células estrelladas de tipo conjuntivo de que en otro lugar nos hemos ocupado, las cuales, por deficiencias de los métodos de coloración, han podido ser alguna vez tomadas por corpúsculos nerviosos.

Innecesario parece decir aquí que, en general, los corpúsculos celulares, como los demás elementos constitutivos de los ganglios, están simétricamente dispuestos en las dos mitades de que se componen; existen, sin embargo, diferencias, sobre todo en algunos de ellos, aunque son poco importantes y hasta ahora, al parecer, casi desconocidas.

Pero además de la simetría bilateral, se ha creído hallar por algunos autores otra casi tan exacta y precisa como aquélla en el sentido antero-posterior, considerando cada ganglio formado de dos mitades, una anterior y otra posterior, provistas de los mismos elementos simétricamente colocados con respecto á un plano transversal. Apathy se detiene en largas consideraciones sobre las simetrías bilateral y antero-posterior de los ganglios del *Hirudo* y *Aulastomum*, y afirma que son ambas absolutamente perfectas, no sólo en el orden morfológico, sino en el fisiológico y químico, hasta tal punto que — según dice — si se tiñe bien una célula ó una fibra (con el azul de metileno) en un lado del ganglio, se tiñe también con igual intensidad el elemento correspondiente de la mitad opuesta. Mas semejantes afirmaciones nos parecen exageradas, para no calificarlas de inexactas, puesto que ni siquiera la bilateral es perfecta, como el mismo sabio demuestra cuando, al tratar de cierta *asimetría* que ofrecen los núcleos centrales de células ganglionares, dice que es originada por la fusión de unos elementos con otros, fusión que dice «explica que los paquetes laterales no contengan siempre el mismo número de células que sus correspondientes simétricos». Prescindiendo de la causa á que el ilustre sabio atribuye la falta de simetría, que á nuestro juicio no tiene más valor que el de una concepción puramente teórica, el hecho cierto es que la simetría bilateral no es tan absoluta como pretende.

En cuanto á la simetría antero-posterior, carece en absoluto de fundamento y es por demás extraño que trate de sostenerla quien, como el sabio profesor húngaro, conoce tan á fondo la morfología de los ganglios y con tanto esmero ha reproducido en magníficas figuras la distribución topográfica de sus elementos. Una simple ojeada sobre la fig. 1 (Taf. 4) de su excelente trabajo (1) (aunque el corte de donde fué tomada debía ser un poco oblicuo hacia adelante y abajo), basta para demostrar nuestro aserto; en ella se ve claramente (como sucede en realidad), que la mitad anterior del ganglio está dividida en tres lóbulos ó paquetes; uno medio, completamente recluído en la parte media de la región ventral y dos laterales; mientras en la mitad posterior no hay más que uno, que hemos denominado lóbulo ventral medio posterior, que se eleva por los

(1) *Apathy (S.)*: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen (*Mitth. a. d. Zoolog. Station zu Neapel*, Bd. 12, 1897).

lados hasta la región dorsal (los que él llama laterales posteriores no se extienden en los Gnathobdellidos ni por detrás ni por delante más allá de las raíces de los nervios); y como estos paquetes comprenden toda la formación celular, queda demostrado, aparte de infinidad de datos que podrían aportarse en confirmación del hecho, que no existe simetría antero-posterior ni siquiera remota.

Respecto de la propiedad que el mismo sabio atribuye á los elementos simétricos de teñirse con igual intensidad, nuestras preparaciones demuestran que muy frecuentemente no sucede así, puesto que se presentan perfectamente teñidos en una mitad del ganglio elementos que apenas se tiñeron ó quedaron completamente incoloros en el opuesto. Quizá sea más racional atribuir la regularidad en la tinción, si es que la obtiene siempre, más bien á habilidad manual del sabio zoólogo que á propiedad de los elementos anatómicos, ya que el resultado de una impregnación es función de muchos y muy complejos factores.

Como la estructura de las células nerviosas ofrece en todos los ganglios de la cadena grandes analogías, reservamos el estudio de las de los ganglios medios para hacerle simultáneamente en todas las del sistema nervioso, con lo cual se evitarán repeticiones que en otro caso serían tal vez inevitables. Unicamente indicaremos aquí, para facilitar la exposición en lo sucesivo, la existencia en todas ellas de un retículo intra-protoplásmico de neurofibrillas descubierto por Apathy con su método del cloruro de oro, confirmado después por Bethe y Prentiss, y estudiado, en fin, por Cajal, Azoulay, Boule, Mencl y otros, sirviéndose del nitrato de plata. De ese retículo se desprenden ya una, ya varias neurofibrillas, formando un haz más ó menos rico, que penetra en la expansión ó expansiones celulares, por las cuales caminan hacia los territorios en que han de distribuirse.

Gracias á la propiedad que el nitrato de plata tiene de teñir intensamente ese armazón neurofibrillar, dejando casi incoloro el somatoplasma, se puede seguir con facilidad, no sólo en el interior de los ganglios, sino en el seno de los demás órganos y tejidos, la dirección y distribución de las expansiones de las células nerviosas que dichas neurofibrillas denuncian, permitiendo observarlas en cortes relativamente gruesos, circunstancia de incalculable valor, porque en los cortes delgados son seccionadas en pequeños fragmentos por causa de las grandes inflexiones que en su curso describen, en cuyo caso es sumamente difícil, si no imposible, su persecución.

** *Expansiones celulares.*

El curso de las expansiones celulares en los ganglios medios de la cadena nerviosa de los Hirudíneos y de los gusanos en general, ha sido casi exclusivamente estudiado en cortes ó vistas horizontales: Retzius, Apathy, Havet y otros han dado á éstos una preferencia que no hemos de discutir y que acaso resulte justificada, al menos en parte, y en determinados casos, por las condiciones especiales de los métodos y procedimientos técnicos empleados por ellos, hallándose muy generalizada la opinión que atribuye á los cortes transversales un interés secundario en comparación con el que tienen los longitudinales (horizontales), los cuales suministran, á juicio de algunos autores, enseñanzas mucho más completas é importantes. Mas, á nuestro juicio, semejante preferencia es absolutamente injustificada, al menos sirviéndose del método del nitrato de plata, que permite descubrir en los cortes transversales disposiciones interesantísimas, algunas mal conocidas, otras ignoradas hasta ahora, de las cuales no es posible darse cabal cuenta de otra manera. Otro tanto puede decirse de los cortes sagitales, que han sido casi por completo descuidados y en los que pueden recogerse no pocos datos de gran interés para el conocimiento de ciertas cuestiones imposibles de resolver sin el concurso de secciones paralelas al plano de simetría del cuerpo del animal.

La enumeración de los principales hechos relativos al curso de las expansiones celulares en los ganglios medios observados, tanto en cortes horizontales como sagitales y transversales y aun en los oblícuos (que á veces son de grandísima utilidad), de individuos tratados por el método del nitrato de plata reducido, demostrará nuestros asertos de modo más concluyente que cualquier razonamiento; pero en la imposibilidad de describir todas las disposiciones observadas, que son muy numerosas y variadas hasta el infinito, nos limitaremos á indicar las que nos parecen típicas ó fundamentales, á las cuales se pueden referir con relativa facilidad todas las demás.

Cortes horizontales.

En cortes horizontales que pasen por los nervios laterales que, además de mostrar muchas y muy interesantes disposiciones intraganglionares, tienen la incomparable ventaja de permitirnos seguir las expansiones celulares que por ellos caminan hacia la periferia, se observa con suma facilidad que las de todas las células se dirigen hacia el interior del gan-

glio, penetran más ó menos profundamente en la substancia plexiforme, distribuyéndose luego de muy diverso modo: unas cruzan el ganglio y salen de él por los nervios del lado opuesto; otras caminan en la misma mitad del ganglio en que yacen las células que les dieron origen, saliendo luego por los nervios del mismo lado ó por éstos y los cordones longitudinales; otras, en fin, marchan directamente á estos mismos cordones, no pasando, por consiguiente, por los nervios laterales. Podemos, pues, establecer estos tres grupos ó tipos fundamentales: 1.º Células cuya expansión principal cruza el ganglio, saliendo de él por los nervios laterales del lado opuesto al en que ellas residen. 2.º Células cuyas expansiones no cruzan la línea media del ganglio y salen de él por los nervios del mismo lado (homolaterales) ó parte por éstos y parte por los cordones longitudinales. 3.º Células cuyas expansiones salen del ganglio por las comisuras ó cordones longitudinales.

Según algunos autores, existen en estos ganglios ciertas células cuya expansión principal se ramifica en la substancia plexiforme y allí termina, no saliendo, al menos con su individualidad primitiva, ni por los nervios periféricos ni por las comisuras; especie de células de asociación ó de axon corto análogas en cierto modo á las de los vertebrados; mas nosotros no hemos logrado comprobar ningún hecho de esta naturaleza ni con el método del nitrato de plata reducido, ni con el del azul de metileno, ni con el del cromato de plata de Golgi, ni con el del cloruro de oro de Apathy. Cierto que muchas veces las expansiones de algunas células parecen perderse, dividiéndose ó ramificándose, en el interior del ganglio; pero este efecto puede ser debido á que ignoramos cuál es la rama terminal, confundiéndola con otras secundarias, ó á defectos de la impregnación, ó á que, ocultándose entre otros elementos, no es posible continuar su persecución. Mas esto no quiere decir que negnemos la existencia de tales elementos; lo único que hacemos es afirmar que ni hemos logrado descubrirlos ni los argumentos aducidos en demostración del hecho nos parecen decisivos; así, mientras nuevas observaciones no confirmen el hecho, creemos que no debe considerarse como real. Por tanto, pueden clasificarse las células ganglionares, por la dirección y curso de sus expansiones, en los tres grupos antes indicados, cada uno de los cuales presenta numerosas variedades, de las que procuraremos reseñar, cuando menos, las más importantes, dada la imposibilidad de describirlas en detalle, aun cuando no se nos oculta el interés que tendría una minuciosa descripción de todas ellas.

a) En cada uno de los seis ú ocho fóeos ó lóbulos en que aparece dividida la formación celular, en los cortes horizontales de los ganglios de los Gnathobdellidos, y en general de todos los Hirudíneos de cuyos gan-

glios nacen dos pares de nervios, así como en los cuatro que presentan los de la *Pontobdella*, existen células cuyas expansiones principales cruzan el ganglio y salen de él por los nervios del lado opuesto; pero para poderlas seguir durante tan largo trayecto en las preparaciones hechas

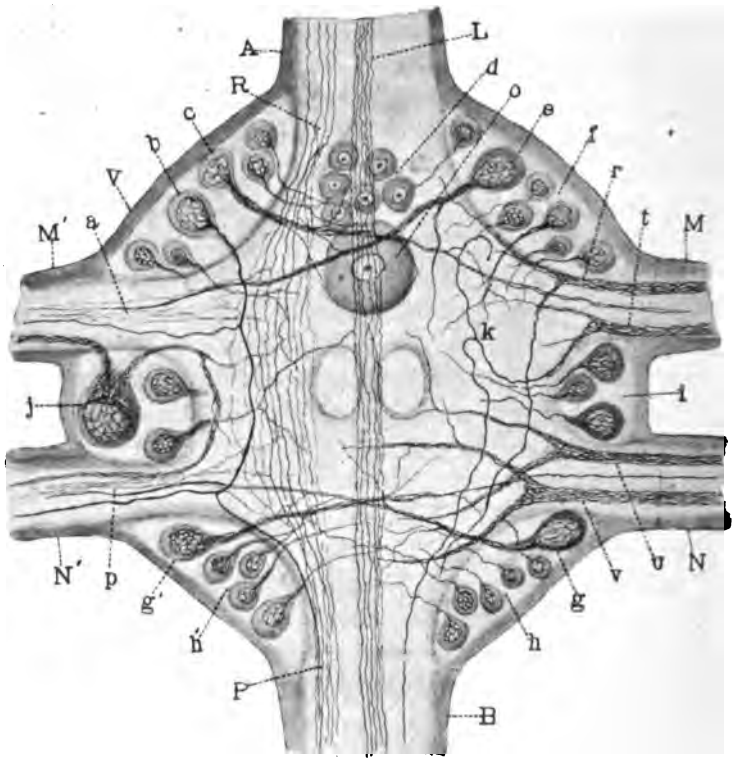


Fig. 82.—Corte horizontal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*.—V, Cápsula externa; A, Cordón ó comisura longitudinal anterior; B, Idem posterior; M, M', Nervios anteriores; N, N'; Idem posteriores; *a*, Fibras del nervio anterior; *p*, Idem del posterior; *b*, *c*, *e*, *f*, Células de los focos antero-laterales; *i*, *j*, Idem de los laterales medios ó inter-radiculares; *g*, *h*, *g'*, *h'*, Idem postero-laterales; *d*, Grupo central anterior; *o*, Gran célula del lóbulo ventral medio anterior, situada en la línea media; L, Fibras del manojo cordonal impar; R, Idem del ídem lateral anterior; P, Idem del posterior.; *r*, *t*, Manojos de fibras que pasan por el nervio anterior; *k*, Bifurcación de una fibra de estos manojos; *u*, *v*, Idem por el posterior.

con el método de impregnación argéntica ideado por Cajal, es preciso observarlas, como en otro lado dejamos indicado, en cortes relativamente gruesos (hasta de 40 ó 50 μ), pues de lo contrario aparecen seccionadas las expansiones y sería dificilísimo, si no imposible, seguirlas con alguna seguridad en cortes sucesivos, aun en los mejor seriados.

En los focos anteriores ó antero-laterales obsérvanse constantemente,

en número relativamente grande, células cuyas expansiones, ya multifibrilares, ya conteniendo una sola fibrilla, cruzan la línea media generalmente un poco por delante del nivel de las raíces del par anterior de nervios, formando una especie de comisura que, por su posición, puede llamarse *anterior* ó *cefálica*.

En *c* y *e* (fig. 32) representamos dos células pertenecientes á las masas ó focos antero-laterales, derecho é izquierdo respectivamente, cuyas expansiones, ambas multifibrilares, cruzan el ganglio, dando en su trayecto un cierto número de ramas laterales que terminan en la substancia plexiforme por extremos afilados, libres, continuando las expansiones su marcha hacia los nervios laterales, para salir cada una por el del lado opuesto al en que reside la célula que le dió origen. En la figura 33 representamos otras dos células (*c*, *e*), cuyas expansiones siguen análogo curso que las que acabamos de indicar; pero una de ellas, la procedente de la célula situada en el lado izquierdo, contiene una sola neurofibrilla que, análogamente á las multifibrilares, origina también en su trayecto intraganglionar algunas ramitas laterales, que terminan en la *Punktsubstans* por cabos afilados, libres.

En los focos postero-laterales se observan disposiciones análogas á las que acabamos de indicar en los anteriores: las expansiones principales de muchas células cruzan la substancia reticular formando ordinariamente una curva de concavidad posterior, y originan otra decusación ó comisura, la comisura *caudal* ó *posterior*, situada aproximadamente al nivel y por detrás de los nervios posteriores, saliendo por cada uno de éstos las expansiones de las células situadas en el lóbulo correspondiente del lado opuesto, disposiciones que están representadas en *g*, *g'* (figura 32) y en *h*, *j* (fig. 33), las primeras multifibrilares y las segundas unifibrilares.

Aunque generalmente las expansiones procedentes de las células situadas en los lóbulos anteriores salen por el par anterior de nervios, y las de las situadas en los lóbulos posteriores caminan por el par de nervios posteriores, obsérvanse también algunas mucho menos numerosas que, procediendo de corpúsculos situados en uno de los lóbulos anteriores, salen por el nervio posterior del ladó opuesto, ó, por el contrario, las correspondientes á otras situadas en las masas posteriores salen por los nervios anteriores del lado opuesto, después de cruzar el ganglio, dando en su curso cierto número de ramas laterales. Una de estas células (*b*, figura 33), reside en el lóbulo anterior izquierdo y envía su expansión, formada de muy pocas fibras, al nervio posterior del lado derecho, dando en su trayecto varias ramas pequeñas.

En los lóbulos laterales ó inter-radiculares, es decir, en las masas celu-

lares situadas entre las raíces anteriores y posteriores de los nervios de las especies en que de cada ganglio nacen dos pares de éstos, hállase también cierto número de corpúsculos cuya expansión principal, después de haber cruzado el ganglio, ya por la comisura anterior, ya por la pos-

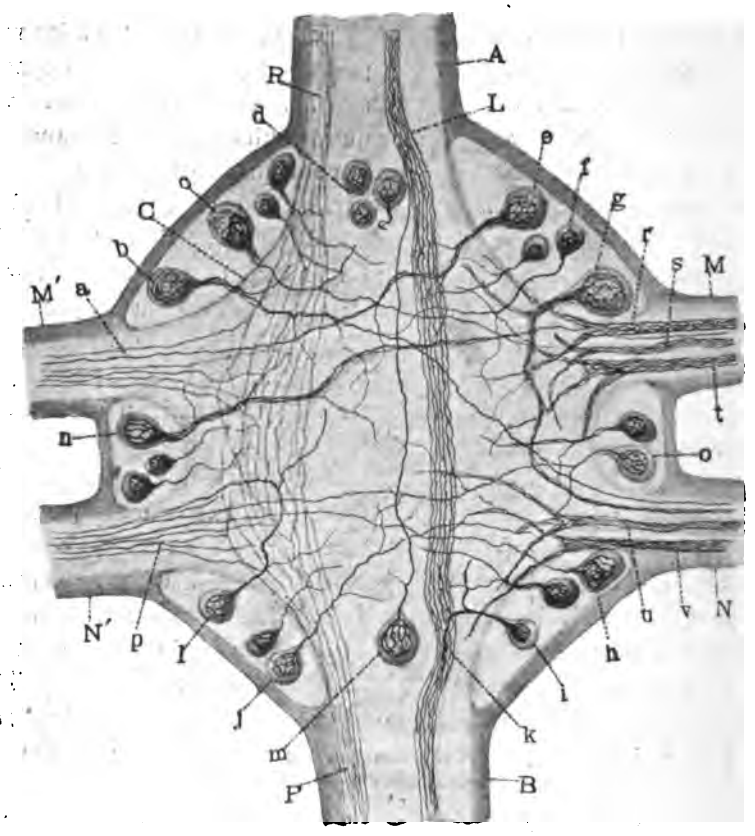


Fig. 33. — Corte horizontal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — A, C[illegible]dón longitudinal anterior; B, Idem posterior; C, Cápsula interna; M, M', N[illegible]vios anteriores con las fibras independientes (*a*) y los manojos (*r*, *s*, *t*) que por ell[illegible] pasan; N, N', Nervios posteriores con las fibras independientes (*p*) y los ma[illegible]jos (*u*, *v*) que por ellos pasan; *b*, *c*, Células del foco antero-lateral izquierd[illegible] *d*, Idem del central anterior; *e*, *f*, *g*, Idem del antero-lateral derecho; *n*, *o*, Ide[illegible]de los laterales medios ó inter-radiculares; *h*, *i*, Idem del postero-lateral derech[illegible] *j*, *l*, Idem del íd. izquierdo; *m*, Idem del central posterior; L, Manojo central lo[illegible]gitudinal derecho que se encorva anterior y posteriormente (*k*) para formar l[illegible] focos celulares centrales respectivos; R, P, Fibras cordonales anteriores y post[illegible]riores.

terior, y aun á veces por regiones algo más centrales, salen por los ner-vios anteriores ó posteriores respectivos del lado opuesto al en que las células habitan. En nuestra figura 33 hállanse representadas dos células, una en el lóbulo lateral izquierdo (*n*), cuya expansión va al nervio ante-

rior del lado derecho, y otra (*o*) que se halla en el lóbulo lateral derecho y envía su expansión principal, que es unifibrilar, al nervio posterior del lado izquierdo, después de haber dado, la una como la otra, varias ramas que se pierden en la substancia plexiforme.

En lo que al grupo de expansiones celulares que atraviesan los ganglios y salen por los nervios laterales se refiere, el método de Cajal confirma las observaciones de Retzius y Apathy, hechas mediante el empleo del azul de metileno, y las de Havet con el cromato de plata de Golgi.

Nosotros hemos empleado también estos métodos y obtenido resultados análogos á los consignados por aquellos autores, especialmente los del sabio profesor de Stockolmo, que es, sin duda, uno de los neurólogos que con mayor destreza manejan el método del azul de metileno.

En nuestra lámina VI, que representa algunas de las numerosas disposiciones que se observan en los ganglios medios de la cadena ventral del *Hirudo medicinalis*, teñidos con azul de metileno, vistos por el lado dorsal, hállanse en A y B dos células de los focos anteriores derecho é izquierdo respectivamente, cuyas expansiones principales atraviesan el ganglio, dando ramas laterales cuyos últimos ramos terminan en la substancia plexiforme, generalmente por pequeñas bolitas ó abultamientos, y salen del ganglio por los nervios anteriores del lado opuesto al en que se hallan las células de donde proceden. En D y E′ (lám. VII) y en D′ (lám. VI) se representan varias células residentes en los lóbulos posteriores, cuyas expansiones cruzan también el ganglio, dando ramas laterales que terminan como las anteriores, y salen luego por los nervios posteriores del lado opuesto al foco de donde proceden; y en la misma lámina VI se ven dos células (C, F) situadas en los focos laterales izquierdo y derecho respectivamente, cuyas expansiones principales, comportándose de manera análoga á como lo hacen las anteriores, salen del ganglio, después de haberle cruzado en toda su extensión, la procedente del lado izquierdo por el nervio anterior del lado derecho, y la procedente de este lado por el nervio posterior izquierdo.

Esta interesante disposición cruzada de las expansiones principales de células situadas en la zona periférica de los cortes horizontales de los ganglios, es constante y fácilmente reconocible, en las preparaciones hechas con el nitrato de plata, tanto en los Gnathobdellidos como en los Rhynchobdellidos, y presenta en general caracteres muy semejantes, salvo, naturalmente, aquellos que dependen de diferencias morfológicas y estructurales de los ganglios, como la falta de focos medios ó inter-radiculares en aquellas formas que, como en la *Pontobdella*, no nace más que una raíz de cada lado de los ganglios.

En los focos centrales, especialmente en el posterior, obsérvanse con

frecuencia células, en general de pequeño tamaño, cuyas expansiones principales cruzan la línea media y van á salir por el nervio posterior del lado opuesto al en que aquéllas yacen; pero esta disposición, que ha sido perfectamente representada y descrita por Retzius, y observada por nosotros, no sólo con el nitrato de plata, sino también con el azul de metileno (*cp*, lám. V), no tiene, á nuestro modo de ver, nada de especial y característico, puesto que estas células corresponden, lo mismo que las de los focos posteriores, al lóbulo ventral posterior, y sólo difieren de éstas por su posición un poco más dorsal en dicho lóbulo; pero puede considerarse unas y otras como formando parte de un solo y único tipo.

b) Las células cuyas expansiones (sin atravesar la línea media), salen del ganglio por los nervios del mismo lado en que ellas residen, presentan grandísima variedad de disposiciones, algunas de las cuales procuraremos reseñar brevemente.

Tanto en los focos anteriores como en los medios y laterales existen células, bastante numerosas por cierto, cuyas expansiones principales, después de haber penetrado á mayor ó menor profundidad en la substancia plexiforme, se encorvan hacia la periferia para salir por la raíz del nervio más próximo á su origen. Esta disposición, fácil de observar en los cortes horizontales de piezas tratadas por el nitrato de plata y de que damos un ejemplo en *l* (fig. 33), ha sido perfectamente descrita y representada por Retzius en su excelente trabajo tantas veces citado, y nosotros la hemos comprobado también sirviéndonos del azul de metileno. En A y B (lám. VII) se ven dos células de los focos anteriores, cuyas expansiones salen por los nervios anteriores de su mismo lado; en E (lám. VII) otra del lóbulo posterior derecho, cuya prolongación penetra en el nervio posterior del mismo lado, y en F (lám. VII) una correspondiente al foco inter-radicular derecho, cuya expansión se encorva hacia atrás y sale por el nervio posterior del mismo lado.

Con suma frecuencia se observa que la expansión principal de ciertas células, tanto de los focos anteriores como de los posteriores, en lugar de salir por el nervio homolateral más próximo, como en las que acabamos de indicar, sigue su curso más ó menos tortuoso por la substancia plexiforme hasta llegar al nivel del nervio más distante en su mismo lado, y encorvándose luego hacia afuera, sale por él hacia la periferia (A′, lám. VI).

En el lóbulo anterior derecho de nuestra figura 33, hállase una gruesa célula (*g*), cuya expansión, muy robusta y recorrida por numerosas fibrillas, á poco de penetrar en la *Punktsubstanz* se divide en dos grandes ramas, una posterior, que se encamina, dando ramas laterales, al nervio posterior del mismo lado, y otra anterior, cuyo destino no hemos podido

determinar con seguridad, porque ordinariamente aparece cortada; unas veces parece que continúa hacia adelante, saliendo por el cordón anterior, mientras otras parece terminar en el seno de la masa ganglionar, si bien probablemente existirán las dos formas de distribución.

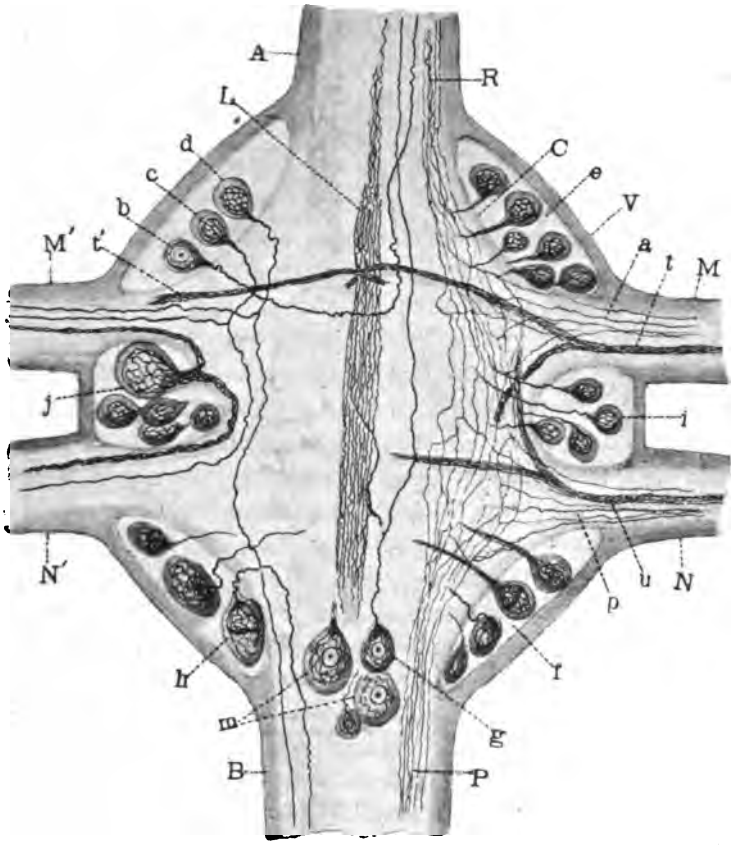


Fig. 34. — Corte horizontal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*. — V, Cápsula externa; C, Idem interna; A, Cordón longitudinal anterior; B, Idem posterior; M, M', Nervios anteriores con las fibras independientes (*a*) y los manojos (*t*, *t'*) que por ellos pasan; N, N', Idem posteriores con las fibras (*p*) y manojos (*u*) que los recorren; *b*, *c*, *d*, Células del foco antero-lateral izquierdo; *e*, Idem del derecho; *i*, *j*, Idem de los laterales medios ó inter-radiculares; *f*, Idem del postero-lateral derecho; *h*, Idem del izquierdo; *g*, *m*, Idem del central posterior; L, Manojo longitudinal impar; R, P, Fibras cordonales anteriores y posteriores.

Una disposición sumamente frecuente é interesante es la representada en la *c* (fig. 34); una célula de mediana talla situada en el lóbulo anterior izquierdo, envía su expansión, que es unifibrilar, hacia la parte posterior del ganglio, y al pasar frente al nervio más próximo (aquí el anterior), se bifurca, originando dos ramas de igual grosor, una de las cuales

sale directamente por el nervio anterior, mientras la otra continúa marchando hacia atrás y sale del ganglio por el nervio posterior. La disposición se repite en células correspondientes á los focos ó lóbulos posteriores, como en los anteriores, aunque presentando variadas formas, y es bastante frecuente en las preparaciones del azul de metileno. El profesor Retzius ha descrito y figurado varias de las disposiciones más características de esta clase.

Bastante semejanza con éste ofrece otro tipo de células, cuya expansión, muy á menudo provista de una sola fibra, ordinariamente robusta, se divide en dos ramas, una de las cuales marcha por uno de los nervios laterales, encaminándose la otra al cordón correspondiente al polo del ganglio opuesto al en que reside la célula de donde procede. Una de estas disposiciones aparece representada en *d* (fig. 34), en la cual se observa que la expansión de una célula del lóbulo anterior izquierdo, siguiendo un camino muy semejante al de la descrita en el párrafo anterior, en cuya vecindad se halla, se bifurca igualmente al nivel del nervio anterior, enviando una rama á dicho nervio y la otra á la comisura posterior, atravesando el ganglio en casi toda su longitud. En D (lám. VI) hállase reproducida esta disposición, que se distingue de la anterior en que la rama lateral sale por el nervio más distante del lóbulo en que la célula habita (que aquí es el posterior izquierdo).

En ciertas células, análogas á las precedentes por su situación y caracteres, así como por la distribución de las ramas procedentes de su expansión principal, se observa un mayor grado de complicación; dan una rama á cada uno de los nervios laterales del mismo lado, y otra, tercera, que parece continuar la principal, sigue la dirección primitiva de la expansión en sentido antero-posterior, atraviesa el resto del ganglio en toda su longitud y sale de él por la comisura opuesta al polo en que se halla el cuerpo celular (*b*, fig. 32). Disposiciones muy semejantes á ésta han sido descritas por Retzius y Havet, aquél sirviéndose del azul de metileno y éste del cromato argéntico: nosotros las hemos observado también con el primero de estos métodos, y damos ejemplos de ellas en B′ (láminas VI y VII).

En los lóbulos laterales ó inter-radiculares hállanse algunas gruesas células que presentan disposiciones sumamente curiosas é interesantes, sobre las cuales conviene fijar la atención, porque constituyen un tipo intermedio ó de transición entre los corpúsculos monopolares y los francamente bipolares, y porque la morfología y distribución de las neurofibrillas de sus expansiones es tan característica como variada. Unas veces del mismo cuerpo celular (fig. 32, *j*), otras de un pedículo corto y robusto (fig. 34, *j*), nacen dos gruesas ramas ó expansiones polifibrilares

más ó menos robustas, aunque casi siempre bastante gruesas y con muchas neurofibrillas, que se conducen de muy diverso modo. Cuando nacen independientemente una de otra (fig. 32), una se dirige directamente al nervio más próximo al polo agudo de la célula, incorporándose inmediatamente á los elementos fibrilares constitutivos de la raíz de éste, mientras la otra, siguiendo al principio un camino enteramente opuesto á la primera, se dirige al interior del ganglio, penetra en la substancia plexiforme, contornea por dentro el lóbulo ó foco celular en que la célula reside y sale por el otro nervio (el posterior en nuestra figura), reuniéndose á sus elementos fibrilares. Cuando las dos ramas nacen de un pedículo único (fig. 34), éste se dirige más ó menos oblicuamente hacia la *Punktsubstanz*, y apenas penetra en ella se divide, formando una Y, cuyas ramas se encorvan una hacia atrás y otra hacia adelante, saliendo cada una por el nervio periférico correspondiente. Tanto en el *Hirudo medicinalis*, á que pertenece la fig. 32, como en el *Hæmopis sanguisuga*, de donde se ha tomado la fig. 34, se observan á menudo algunas pequeñas ramas laterales, generalmente monofibrilares, que nacen de una ó de las dos ramas y se pierden, adelgazándose, en el seno de la substancia plexiforme.

Mas no siempre son multifibrilares las dos expansiones que nacen del cuerpo de este tipo celular, sino que las hay también provistas de una sola neurofibrilla, por lo menos tan frecuentemente como aquéllas. En la figura 35 representamos dos de estas células, que dan idea de la disposición que en general presentan. Una de ellas (*e*), situada en el foco lateral derecho, tiene el polo delgado dirigido hacia adelante y de él nacen con entera independencia (tipo bipolar) dos expansiones, ambas unifibrilares, una externa que sale directamente por el nervio anterior, colocándose detrás de una gran parte de los elementos que le forman, y otra interna que se dirige hacia el fondo de la substancia plexiforme, donde, después de un trayecto no muy largo, se divide en dos ramas, una anterior que parece encaminarse á la comisura anterior, si bien en nuestra figura ha sido cortada como lo están todos los elementos cordonales ó longitudinales, porque la sección es algo oblicua adelante y abajo, y otra rama posterior que, al llegar frente al nervio posterior, se encorva hacia fuera para salir del ganglio por este mismo nervio: en el punto en que se encorva hacia fuera emite una rama bastante importante que se dirige hacia el polo posterior del ganglio, confundiéndose con los elementos fibrilares longitudinales.

En el foco lateral izquierdo del mismo ganglio existe otra célula (*e'*) cuyo polo agudo mira hacia atrás y del que nacen, también independientemente una de otra, dos expansiones monofibrilares, una externa,

que sale directamente por el nervio posterior izquierdo y la otra interna, que se encamina hacia el interior del ganglio, y después de un trayecto bastante largo, casi completamente transversal, cambia de dirección y sale del corte, encorvándose hacia el plano dorsal, por cuya causa aparece cortada.

Estas interesantes disposiciones, bastante frecuentes y fáciles de observar en los Gnathobdellidos mediante el empleo del nitrato de plata reducido, no las hemos podido comprobar ni con el método del azul de metileno ni con ningún otro de los que hemos empleado, y parece que no han sido observadas tampoco hasta ahora por otros autores, puesto que no las hemos visto citadas, á pesar de su importancia y frecuencia.

c) El grupo de células ganglionares cuya expansión principal se encamina directamente á los cordones ó comisuras longitudinales, es mucho menos numeroso en los cortes horizontales que los otros dos de que hemos hecho mención; mas no porque en realidad sean menos abundantes, sino porque la mayor parte de ellas aparecen seccionadas. Para su estudio son mucho más útiles los cortes sagitales que los horizontales; pero en éstos se observan en condiciones más favorables que en aquéllos algunas disposiciones interesantes que vamos á mencionar brevemente.

Con el azul de metileno se tiñen muy frecuentemente en el foco central posterior de los Gnathobdellidos (*Hirudo*, *Hæmopis*, *Limnatis*), generalmente de azul intenso, dos gruesas células situadas simétricamente á los lados de la línea media y bastante próximas á ella, cuyas expansiones principales se encaminan directamente hacia el polo anterior del ganglio, marchando cada una por la mitad correspondiente del mismo, paralelamente á la línea media, muy cerca de ella y sin cruzarla; suministran en su largo trayecto intraganglionar algunas cortas ramas laterales, tanto más pequeñas cuanto más lejos del cuerpo celular nacen, y van á salir por los cordones longitudinales anteriores. Estas células, perfectamente descritas y representadas por Retzius, han sido observadas después por Apathy mediante el empleo del azul de metileno con fijación pícrica y por Havet con el cromato argéntico de Golgi. Nosotros las hemos hallado igualmente con suma frecuencia, sirviéndonos también del azul de metileno y observando las preparaciones, ya en fresco, ya después de fijación con el picrato ó el molibdato amónico; en CP (láms. I, V y VII) hemos representado tres disposiciones de éstas según se presentaban en tres ganglios medios del *Hirudo medicinalis*, habiendo observado también otras semejantes en *Hæmopis* y *Limnatis*.

Mas los autores no están enteramente de acuerdo respecto del número y origen de las expansiones que de estos corpúsculos nacen. Según el profesor Retzius, sólo originan una expansión robusta, que nace del polo

agudo ó interno, la cual suministra en su curso longitudinal ramas laterales más ó menos largas y ramificadas que terminan, como las procedentes de las otras células ganglionares, por pequeños abultamientos en la substancia plexiforme; mas el resto del contorno celular es completamente liso y limpio, sin otras prolongaciones, excepto en una célula bipolar que originaba, además de la expansión longitudinal, otra lateral, pequeña. En cambio, el profesor Apathy representa y describe algunas en que del cuerpo celular nacen, además de la expansión principal (la que se continúa con el polo delgado de la célula), cierto número de expansiones, ya cortas figurando como pequeños espolones, ya muy delgadas y largas, que se dirigen hacia los lados del ganglio, se dividen en otras casi de su mismo grosor, y que se extienden á territorios más ó menos lejanos (en sus láminas aparecen interrumpidas intencionalmente). Nuestras observaciones en este punto concuerdan en un todo con las del Dr. Retzius; jamás hemos visto nacer del cuerpo de estas células más que la expansión principal, continuación del polo profundo; el resto del contorno es constantemente liso y desprovisto de prolongaciones.

El nitrato de plata reducido denuncia también estas células y sus expansiones, cuyo curso puede seguirse en toda la longitud del ganglio, ofreciendo sobre el azul de metileno y el cromato argéntico la ventaja de revelar su estructura íntima, respecto de la cual estos métodos no suministran dato alguno ó los suministran escasísimos y confusos. Además de los caracteres del protoplasma y del retículo fibrilar intra-somático, del que más adelante nos ocuparemos, obsérvase que la expansión principal, casi siempre única (no hemos logrado hallar en este sitio ningún corpúsculo bipolar como el señalado por Retzius), no contiene de ordinario más que una sola neurofibrilla, casi siempre robusta que, en su trayecto á lo largo del ganglio, suministra algunas ramas laterales dirigidas en todos sentidos, disposición que se halla representada en *m* (fig. 33), donde no es difícil comprobar que dicho corpúsculo es homólogo de los observados en el *Hirudo* (á cuya especie pertenece tambien éste) con el azul de metileno.

Mas aunque mediante el empleo de este último método sólo se descubre de ordinario el par de células de que venimos haciendo mención, el nitrato de plata reducido demuestra que hay en el foco central posterior un cierto número de corpúsculos cuyas expansiones se comportan de manera análoga, atravesando el ganglio en sentido longitudinal y saliendo por la comisura ó cordón anterior. En la figura 34, que representa un corte horizontal de un ganglio medio de la cadena de *Hæmopis sanguisuga*, vése en el lóbulo central posterior un grupo formado por cuatro células bien distintas (enfocando profundamente se descubren más), de las

cuales dos son gruesas (*m*), bastante análogas á las dos que de ordinario se tiñen por el azul de metileno, pero situadas á mayor profundidad, y en las cuales el elemento fibrilar está pálidamente teñido; por detrás de ellas se ve una célula pequeña en que aquél está impregnado con más intensidad, y por delante de aquéllas, en la mitad derecha del ganglio, una célula mediana casi pequeña (*g*) de cuyo polo delgado nace la única expansión, expansión principal, que se ve correr hacia adelante, paralelamente á la línea media, y sale por la comisura anterior. Dicha expansión sólo contiene una neurofibrilla robusta, pero en su trayecto y un poco por detrás del nivel de los nervios posteriores, obsérvase una gruesa fibra que parece nacer de aquélla y que se une á los elementos fibrilares longitudinales del manojo impar.

Otra disposición de las que constituyen el grupo de que venimos ocupándonos, es la representada en *h* (fig. 34): una célula situada en el foco posterior izquierdo envía su expansión directamente á la comisura ó cordón longitudinal posterior, conservándose constantemente en la misma mitad del ganglio donde tomó origen. Disposiciones análogas existen también en los focos anteriores, y pueden observarse igualmente, aunque no con tanta facilidad, con el azul de metileno (A', lám. VII).

Más interesante es, quizá, la representada en *b* (fig. 34), célula mediana del foco anterior izquierdo de un ganglio de *Hæmopis*, cuya expansión principal, provista de una sola neurofibrilla, se dirige transversalmente hacia el centro del ganglio, cruza la línea media por el tercio anterior de éste, y encorvándose en ángulo recto hacia adelante, sigue marchando cerca de la línea media para abandonar el ganglio, saliendo por el cordón anterior correspondiente. Esta disposición, poco frecuente en verdad, parece no haber sido observada con ninguno de los otros métodos.

En las zonas inferiores ó ventrales de los ganglios, especialmente en el lóbulo medio ventral posterior, de los Gnathobdellidos (*Hirudo*, *Hæmopis*), hállanse numerosas células cuya expansión principal se dirige hacia adelante (fig. 35 *f*, *f'*) y después de un trayecto más ó menos largo se divide en dos ramas, aparentemente del mismo grosor, una anterior y otra posterior, que se unen á los elementos neurofibrilares longitudinales de la substancia plexiforme, formando una importante parte de esos elementos, como más adelante indicaremos. Una de estas ramas sale del ganglio por la comisura longitudinal anterior; la otra ó se pierde en la *Punktsubstanz* ó sale por la comisura posterior; pero es raro poderlas seguir en los cortes horizontales en todo su trayecto intra-ganglionar, porque al encorvarse para ganar el nivel de los cordones, suelen ser seccionadas, como se ve en nuestra figura. Esta disposición, sumamente abundante, parece no haber sido tampoco observada hasta ahora (que

nosotros sepamos) y, como luego veremos, se descubre con más claridad en los cortes sagitales.

Por último, para terminar esta revisión de las disposiciones que presentan las expansiones de las células ganglionares en imágenes de cortes ó vistas horizontales de los ganglios, debemos hacer algunas indicaciones respecto de las correspondientes á las dos células gigantes situadas en la masa celular ventral cerca del plano medio que hemos mencionado

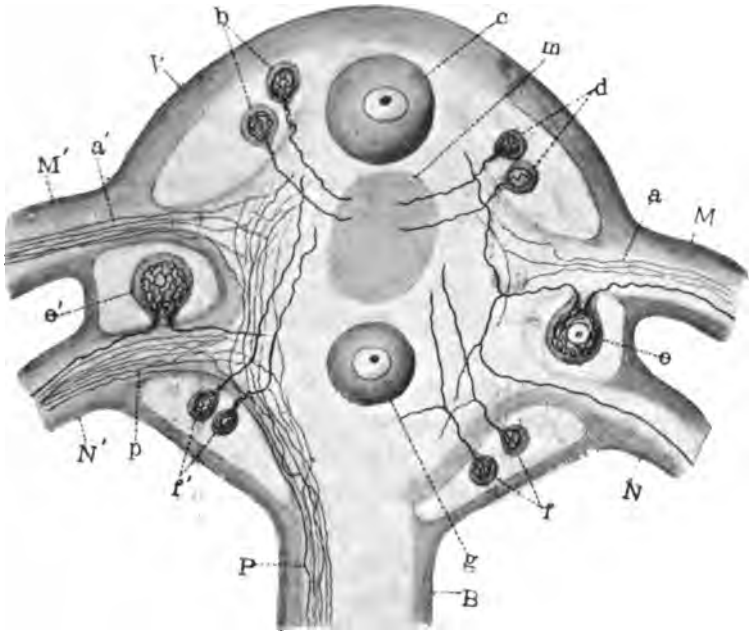


Fig. 35. — Corte horizontal un poco oblicuo de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, Cápsula externa; B, Cordón longitudinal posterior con fibras (P) que por él pasan; M, M'. Nervios anteriores con sus fibras (a, a'); N, N', Idem posteriores con sus fibras (p); b, d, Células de los focos antero-laterales; e, e', Idem de los inter-radiculares; f, f', Idem de los postero-laterales; c, g, Grandes células situadas en la línea media de los lóbulos ventrales medios anterior y posterior; m, Cuerpo ó superficie de naturaleza no determinada.

al tratar de la distribución de los corpúsculos nerviosos. Aunque con el azul de metileno hemos teñido casi constantemente los cuerpos de estas células, rara vez hemos logrado colorear sus expansiones más que de un modo imperfecto y con muy escasa intensidad. En este punto concreto hemos sido mucho menos afortunados que el profesor Retzius, que ha descrito y figurado con gran detalle varias de las disposiciones que presentan dichas expansiones, demostrando que se dividen siempre en dos ó tres ramas : que en el primer caso se dirigen una á cada nervio del

mismo lado, y en el segundo dos van á los nervios, como en el caso anterior, y la otra á la comisura posterior. En cambio nosotros sólo hemos conseguido observarlas pálidamente teñidas y vagamente dibujadas en el seno de la substancia plexiforme, como aparecen representadas en nuestra lámina VII, en la cual se ve que dichas expansiones se elevan primero siguiendo un curso muy flexuoso hacia el interior del ganglio, desviándose luego una á cada lado. La correspondiente á la célula posterior (c. *g'*.) se dirige sin dividirse hacia el nervio posterior izquierdo; la anterior se divide en dos ramas, cada una de las cuales sale del ganglio por uno de los nervios del lado derecho.

Con el nitrato de plata es sumamente difícil ó imposible seguir el curso de las expansiones de esas células en los cortes horizontales aun cuando sean muy gruesos; nosotros poseemos numerosas preparaciones en que el armazón fibrilar está perfectamente teñido; se ve salir por el pedículo un grueso manojo de neurofibrillas más ó menos flexuoso que está siempre seccionado cerca del cuerpo celular.

Cortes transversales.

Hemos dicho que los cortes transversales prestan en el estudio de la estructura de los ganglios nerviosos de los Hirudíneos (y de los anélidos en general), tan útiles servicios como los horizontales, dando á conocer numerosas é importantes disposiciones que sólo en ellos pueden apreciarse con claridad.

En estos cortes el curso y distribución de las expansiones celulares presenta tal variedad que se hace preciso, ó cuando menos muy conveniente agruparlas, á semejanza de lo que hicimos al estudiarlas en los cortes horizontales en cierto número de tipos que describiremos como fundamentales y á los que sin gran esfuerzo podrán referirse todas las disposiciones observadas. Así, pues, principiaremos por dividirlas en los dos grandes grupos siguientes: 1.°, expansiones que cruzan la línea media del ganglio, perdiéndose en el lado opuesto al en que residen las células que les dieron origen, y 2.°, expansiones que no cruzan la línea media, conservándose en la misma mitad del ganglio en que yacen los corpúsculos de donde proceden.

Mas conviene tener presente, para no exponerse á incurrir en error que al decir que las expansiones celulares cruzan ó no la línea media del ganglio, nos referiremos solamente á su curso en el espesor del corte transversal de referencia, sin que esto quiera decir que no haya expansiones que, conservándose en uno ó varios cortes en la misma mitad del ganglio, crucen en otro punto el plano medio y caminen luego por la

mitad opuesta, detalles que pueden apreciarse mejor en los cortes horizontales que en los transversales. Pero al mismo tiempo creemos conveniente indicar que, á juzgar por nuestras observaciones, por regla general, cuando una expansión cruza una vez la línea media, pasando de la mitad derecha á la izquierda ó de ésta á aquélla, no vuelve á pasar al lado de donde procede, sino que continúa en la mitad opuesta, ya saliendo del ganglio por el nervio lateral correspondiente, ya por los cordones ó comisuras interganglionares, ya incorporándose á los manojos longitudinales intraganglionares.

a) Nuestras preparaciones y las del Dr. Cajal permiten observar con entera claridad que las expansiones celulares correspondientes al primero de los dos grupos que acabamos de establecer, no cruzan los ganglios indistintamente por cualquier punto de un modo irregular; antes, por el contrario, se demuestra fácilmente que lo hacen de manera sistemática, y según un plan que revela constancia en la distribución, aun cuando, como en todas las disposiciones morfológicas, muestran gran variedad.

Los múltiples cruzamientos de dichas expansiones se hacen preferentemente en dos regiones bien distintas; una situada cerca del límite superior ó dorsal de la substancia plexiforme, originando un haz transverso, que por su colocación merece denominarse *comisura dorsal*, y la otra, en situación opuesta, cerca del límite ventral ó inferior de la misma substancia fibrilar, que constituye la *comisura ventral*.

La comisura dorsal es mucho más rica y variada en elementos que la ventral, y tanto una como otra, especialmente la segunda, presentan grandísima variedad en las distintas regiones de cada ganglio, en los distintos ganglios de la cadena y las diferentes especies de Hirudíneos; por cuya razón, nos limitaremos únicamente á indicar los rasgos que pueden considerarse, á nuestro juicio, como fundamentales ó constantes en la imposibilidad de describir las formas especiales, lo que nos obligaría á extender demasiado los límites de este trabajo.

Por regla general, las células cuyas expansiones forman la comisura dorsal, están situadas en los focos dorsales ó en las zonas laterales; pero se observan también, aunque con menos frecuencia, en los lóbulos ventrales laterales. En cambio, las que forman la comisura ventral, están situadas constantemente en los lóbulos ventrales, principalmente en los medios, aunque, como muy pronto vamos á ver, no dejan de ser frecuentes en los laterales.

No todas las expansiones que, procedentes de células situadas en los lóbulos dorsales, cruzan la línea media del ganglio, siguen el mismo curso ni tienen igual destino. Una parte, la más importante sin duda,

que constituye el mayor número de los elementos de la comisura dorsal, comprende las que, después de atravesar el ganglio en toda su anchura, salen de él por los nervios laterales del lado opuesto á aquel en que moran las células ganglionares que les dieron origen. Muchas de estas expansiones, en general procedentes de células grandes ó medianas, contienen en su interior un número más ó menos grande de neurofibrillas que se destacan de los retículos intraprotoplásmicos, muestran en el pedículo y en su primer trayecto numerosas anastomosis, caminando luego con relativa independencia en el resto de su curso, tanto intra como extraganglionar.

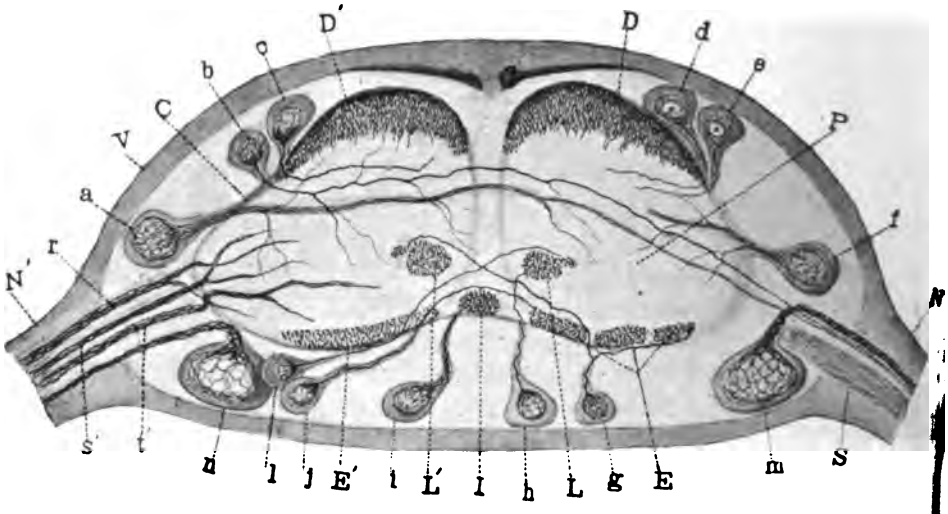


Fig. 36.—Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*.—V, Cápsula externa; C, Idem interna; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales; E, E', Idem ventrales; I, Idem impar; L, L', Idem centrales; N, N', Nervios con manojos de fibras (S, *r' r' t'*), que circulan por ellos; *a*, *b*, *c*, Células del foco dorsal izquierdo; *d*, *e*, *f*, Idem del derecho; *g*, *h*, *i*, Idem del lóbulo ventral medio; *j*, *l*, *m*, *n*, Idem de los ventrales laterales; P, Substancia plexiforme.

Algunas de esas fibrillas se destacan del manojo principal para dirigirse á las ramas laterales que de aquellas expansiones nacen á su paso á través del ganglio, adelgazando así la expansión y disminuyendo sus fibras hasta que abandona el ganglio saliendo por uno de los nervios laterales.

Esta disposición, perfectamente descrita y representada por Havet en el *Nephelis vulgaris* mediante el empleo del método del cromato argéntico de Golgi, fué observada también por Cajal en el *Hirudo medicinalis* con su método del nitrato de plata reducido, y es sumamente fácil de observar en nuestras preparaciones ejecutadas según este último método.

En la fig. 36 (*Hirudo medicinalis*) representamos una célula (*a*) situada en el foco dorsal izquierdo, cuya expansión, con numerosas neurofibrillas, atraviesa el ganglio dando varias ramas laterales y sale después por el nervio lateral del lado derecho. Muchas de estas expansiones no pueden seguirse en todo su trayecto intraganglionar porque, á causa de su oblicuidad natural y de las inflexiones que describen en su curso, son seccionadas á mayor ó menor distancia de su origen (*f*, fig. 36; *c*, *d*, fig. 42). Por regla general, cuando pueden seguirse en todo su trayecto las de un lado, están cortadas todas las procedentes del opuesto. Sin embargo, en cortes suficientemente gruesos y diáfanos, se logra algunas veces seguir simultáneamente las expansiones de varias células (*a*, *d*, fig. 37) situadas en los focos derecho é izquierdo respectivamente, en todo su trayecto intraganglionar, hasta su salida por los nervios del lado opuesto al en que cada célula habita. Al lado de estas expansiones plurifibrilares, mezcladas con ellas en la comisura transversa y siguiendo un curso muy semejante, hállanse otras muchas procedentes igualmente de células, situadas en los lóbulos dorsales, que no contienen más que una sola neurofibrilla (*b*, fig. 36 y *a*, fig. 38), la cual suele dar en su largo trayecto más ó menos numerosas ramas, también monofibrilares, que se pierden por finísimos cabos en la substancia plexiforme.

Disposiciones fundamentalmente semejantes á las precedentes existen en todos los Gnathobdellidos y en ellos pueden observarse con la misma facilidad que en el *Hirudo*. En la fig. 39, que pertenece al *Hæmopis sanguisuga*, se ve una célula en el lóbulo dorsal derecho (*e*) y tres en el izquierdo (*a*, *b*, *c*), cuyas expansiones atraviesan la línea media formando un arco de concavidad dorsal (por lo general se encorvan en sentido inverso), y se encaminan á las raíces respectivas de los nervios del lado opuesto, en cuyo trayecto han sido seccionadas algunas de ellas.

En los Rhynchobdellidos se observan análogas disposiciones; pero las expansiones unifibrilares son mucho más abundantes que en los Gnathobdellidos y las neurofibrillas que forman la comisura dorsal más delgadas y menos ramificadas, como se observa en nuestras figs. 40 y 44, tomadas de cortes transversales de ganglios de la región de la trompa de la *Pontobdella muricata*. En esta especie resulta algo dificultada la persecución de las fibrillas de cada expansión á su entrada en la substancia plexiforme, porque en este punto describen un trayecto sumamente tortuoso; mas después de haber penetrado en el núcleo fibrilar, su curso es casi rectilíneo ó ligeramente sinuoso, como se observa en nuestras figuras. En las *Glossiphonias* (*bioculata*, *algira*) existen también disposiciones análogas, pero presentando aspecto y caracteres en cierto modo intermedios entre los Gnathobdellidos y la *Pontobdella*.

Mas no todas las expansiones procedentes de células situadas en los lóbulos dorsales que cruzan la línea media del ganglio salen de él por el nervio correspondiente del lado opuesto; algunas de ellas (*d*, fig. 41), aunque al principio siguen el mismo camino, formando parte de la comisura superior hasta pasar el plano medio, se desvían después encorvándose hacia la región dorsal y penetran en el manojo longitudinal correspondiente, continuando por él ya hacia adelante, ya hacia atrás para salir por los nervios anterior ó posterior respectivo ó para continuar con dichos manojos por los cordones longitudinales interganglionares. Esta disposición es bastante frecuente y no difícil de observar, tanto en los Gnathobdellidos como en los Rhynchobdellidos y en todos presenta análogos caracteres, excepto en lo que se refiere al grosor de las neurofibrillas y sus ramificaciones.

Además de las que acabamos de indicar, ciertas células, situadas en los lóbulos ventrales laterales, envían sus expansiones principales al lado opuesto del ganglio, formando parte de la comisura dorsal; mas para llegar hasta allí no se encaminan directamente atravesando la substancia plexiforme, sino que recorren un trayecto largo y tortuoso, de que da idea bastante clara nuestra fig. 41. Allí se ven en *e* dos células medianas y una pequeña, cuyas expansiones principales (todas monofibrilares) marchan primero oblicuamente arriba y afuera, como si fuesen á salir por el nervio lateral vecino; pero luego se encorvan en arco de concavidad interna dirigiéndose arriba y adentro, atraviesan la raíz del nervio hasta su parte superior y allí se unen á los elementos de la comisura transversa, con los cuales continúan hasta más allá del plano medio en que aparecen seccionadas en el corte que representamos. Parece que todos se dirigían hacia el manojo cordonal del lado opuesto (izquierdo en nuestra figura) al en que las células residen; pero no siempre siguen ese camino; algunas veces se quedan, como luego veremos, sin cruzar el plano medio en la misma mitad del ganglio de donde proceden y aun creemos que otras van á salir de él por uno de los nervios del lado opuesto al en que residen las células de donde nacen.

A diferencia de lo que sucede en la comisura dorsal, en cuya composición hemos visto tomar parte á neurofibrillas procedentes de células situadas en los lóbulos dorsales y en los ventrales de los ganglios, la comisura inferior ó ventral está formada por neurofibrillas de expansiones pertenecientes á células colocadas únicamente en los focos ventrales, tanto medios como laterales.

Unas y otras presentan disposiciones interesantísimas y sumamente variadas, imposible de describir en detalle, por cuya razón nos limitaremos á indicar tan sólo aquellas que consideramos formas caracterís-

ticas y que pueden servir de tipos de comparación y de referencia para las demás.

No siempre es posible ó cuando menos fácil determinar el lóbulo á que pertenecen ciertas células de las que envían neurofibrillas á la comisura ventral: cuando éstas yacen en las regiones externas de los lóbulos medios ó en las internas de los laterales, en las preparaciones en que el elemento conjuntivo intraganglionar se conserva incoloro ó casi incoloro, que es cuando mejor se puede seguir el curso de los elementos fibrilares

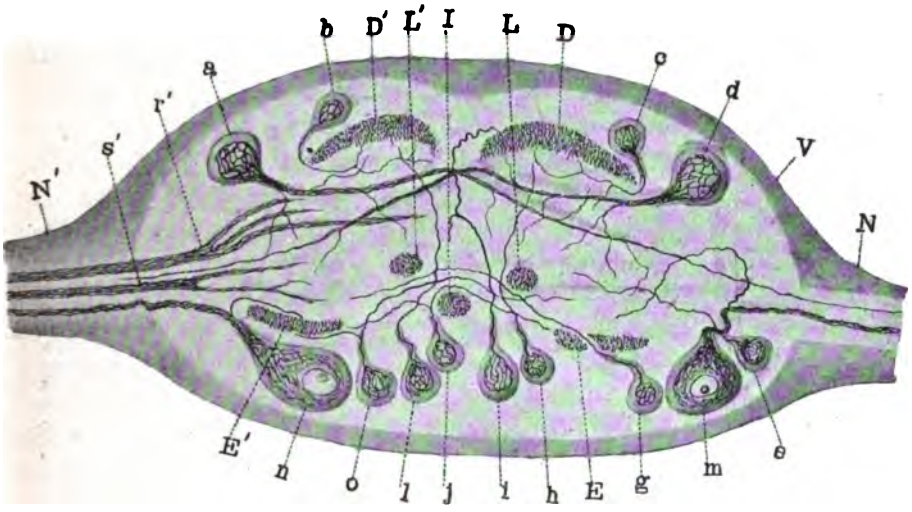


Fig. 37.—Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*.—V, Cápsula externa; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales; E, E', Idem ventrales; I, Idem impar; L, L', Idem centrales; N, N', Nervios con algunos manojos de fibras (*r'*, *s'*) que por ellos pasan; *a*, *b*, Células del foco dorsal izquierdo; *c*, *d*, Idem del derecho; *e*, Pequeña célula infra radicular; *m*, *n*, Grandes células homolaterales de los lóbulos ventrales; *g*, *h*, *i*, Células medianas y pequeñas del foco ventral derecho; *j*, *l*, *o*, Idem del izquierdo.

nerviosos, se hace difícil determinar con exactitud la posición de los tabiques conjuntivos ventrales, y por tanto, la de algunas células respecto de ellos: mas, en general, se puede tener certeza absoluta del lóbulo á que aquéllas pertenecen. Pero sea cualquiera el foco en que residan las células cuyas neurofibrillas forman la decusación ventral, ésta se realiza siempre en una región muy reducida, limitada al espacio comprendido entre tres manojos de fibras longitudinales, que más adelante describiremos en la substancia plexiforme con los nombres de impar y centrales, respectivamente señalados con las letras I el primero y L, L' los segundos en nuestras figuras. Todas las neurofibrillas pasan, antes de cruzarse y cruzar la línea media, entre el manojo impar I y el central L ó L', co-

rrespondiente al lado en que yace la célula de que la fibra procede: al menos nosotros no hemos podido comprobar otro curso distinto para neurofibrillas de la comisura ventral.

He aquí algunas de las principales formas que con más frecuencia se observan.

Las células de los lóbulos medios ventrales y aun la mayor parte de las de los laterales, cuyas neurofibrillas contribuyen á formar la comisura ventral, son, por lo general, células pequeñas ó medianas. Mas sea cualquiera el tamaño y naturaleza de los corpúsculos de donde procedan los elementos neurofibrilares de la comisura ventral, parece que en la formación de ésta jamás toma parte más que una sola fibra, á diferencia de lo que se observa en la comisura dorsal, en cuya formación se hallan en relativa abundancia manojos más ó menos numerosos de fibrillas pertenecientes á la expansión de una sola célula ganglionar.

En los cortes transversales de los ganglios medios de todas las especies de Hirudíneos es frecuente hallar un cierto número de células piriformes, por cuyo pedículo, de diferente grosor, corre una sola neurofibrilla relativamente robusta que, describiendo un trayecto más ó menos sinuoso, se dirige hacia arriba, atraviesa la cápsula interna y se divide, por lo general, inmediatamente después de su entrada en la substancia plexiforme (rara vez antes), en dos ramas, una externa que se dirige constantemente hacia los manojos cordonales ventrales laterales de fibras longitudinales, y otra interna que, pasando entre el manojo longitudinal impar y el manojo central de la misma mitad del ganglio, cruza la línea media y sigue un curso bastante variado en esta mitad del ganglio.

En *j* y *o* (fig. 37), se ven dos células pequeñas situadas en la mitad izquierda del ganglio, la primera aparentemente en el plano medio del lóbulo ventral, y la segunda hacia el límite externo del mismo, ambas con retículo intrasomático perfectamente teñido, del cual nace una sola neurofibrilla robusta que se encamina casi verticalmente hacia arriba é inmediatamente que atraviesa la cápsula interna (no visible en la figura) se bifurcan una y otra, dando lugar á las dos ramas externa é interna antes indicadas. La rama externa de la primera (*j*), se dirige hacia la extremidad interna del manojo longitudinal, por la cual parece caminar, mientras la correspondiente de la segunda (*o*) contornea dicho manojo por su lado externo ó inferior hasta llegar á la mitad próximamente, penetrando luego en dicho cordón, del que forma parte. Las ramas internas se encorvan á la derecha, cruzan la línea media pasando por encima del manojo impar (I) y por debajo de los centrales (L, L′) de fibras longitudinales, y continuando su curso en la mitad derecha de la substancia plexiforme, van á perderse, la procedente de la célula más interna (*j*) en el

extremo interno del manojo ventral de fibras longitudinales, ocupando en él posición análoga á la que en el cordón del lado opuesto ocupó la rama externa de la misma expansión, y la correspondiente á la célula más externa (*o*) en la región central de la substancia plexiforme.

Por regla general las neurofibrillas que forman la comisura ventral suelen estar colocadas de la manera siguiente: las procedentes de células situadas cerca del plano medio, más próximas al cordón impar y tanto más separadas de éste cuanto más distantes del plano medio están las células de que proceden.

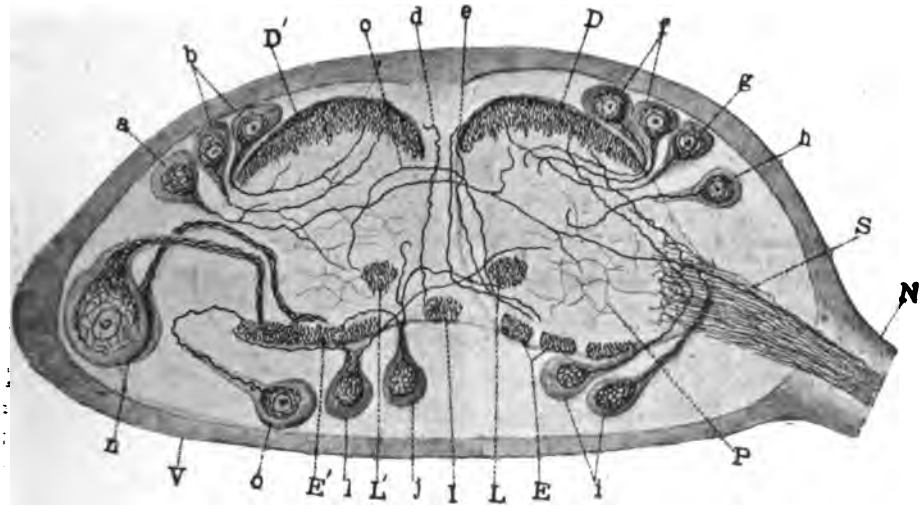


Fig. 38. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, D, D', E, E', I, L, L', N, S y P, como en las dos figuras precedentes; *a*, *b*, Células del foco dorsal izquierdo; *c*, *d*, *e*, Neurofibrillas cuyas células de origen no están en el corte; *f*, *g*, *h*, Células del foco dorsal derecho; *i*, *j*, *l*, *o*, Idem de los lóbulos ventrales; *n*, Gruesas células del foco lateral izquierdo.

En la vecindad de las que acabamos de indicar hállanse algunas células muy semejantes á éstas y evidentemente pertenecientes al mismo tipo morfológico (*l*, fig. 42), cuya expansión principal, provista igualmente de una sola fibra, se dirige en curso más ó menos flexuoso hacia el manojo infero-lateral de fibras longitudinales del mismo lado, contornea generalmente su extremo interno y continúa, al parecer, sin bifurcarse, un trayecto análogo al de la rama interna de las anteriormente descritas, dirigiéndose hacia el manojo lateral longitudinal del lado opuesto, ya perdiéndose entre sus elementos, ya desviándose de él hacia arriba por la substancia plexiforme, donde por lo general aparecen cortadas á causa de su cambio de dirección. El trayecto de estas neurofibrillas y sus relaciones con los otros elementos, tanto conjuntivos como

nerviosos del ganglio, pueden determinarse con absoluta precisión en los preparados en que, como sucede en la fig. 39, aparece teñido, no sólo el armazón neurofibrilar, sino también el conjuntivo, en la cual se halla representada una célula (*p*), cuya expansión principal, unifibrilar, sigue camino enteramente análogo al indicado para el *Hirudo*. Tal vez estas expansiones se bifurcarán también al nivel del manojo longitudinal, enviando á su seno la rama externa de bifurcación, pero como en muchas de ellas no hemos podido comprobar la división, hacemos constar este carácter, de indudable importancia en el orden morfológico.

Otros corpúsculos, también de tipo pequeño, situados en los mismos lóbulos medio-ventrales, aunque por lo general en regiones algo más distantes del plano medio, muestran, á semejanza de las antes descritas, expansiones principales monofibrilares que, al penetrar en la substancia plexiforme, se bifurcan también dando una rama externa que se comporta de modos análogos á los que para sus semejantes hemos indicado y otra interna que, pasando también entre el manojo fibrilar impar y el central de su mismo lado, cruza la línea media, y, en lugar de pasar por debajo del manojo central longitudinal del lado opuesto, se encamina unas veces hacia estos mismos manojos, otras, la mayor parte, pasa por encima de ellos, tomando muy diversas direcciones. Así en *j* (fig. 31) se ve una célula de esa clase situada cerca del confín del lóbulo medio ventral en su lado izquierdo, en que la rama externa de la bifurcación pasa por encima del manojo longitudinal, cerca de cuyo límite se pierde, y la interna cruza oblicuamente el plano medio y va al manojo central del lado opuesto. En la fig. 36 existe otra (*g*) colocada en posicion análoga en el lado derecho, cuya rama externa contornea el manojo longitudinal por su lado inferior, entre él y la cápsula interna, mientras la rama interna se encamina hacia el manojo central del lado opuesto (izquierdo), penetrando en él por su ángulo superior y externo, incorporándose á un pequeño manojo accesorio que allí se descubre.

En los mismos lóbulos ventrales medios obsérvanse con suma frecuencia otras células (*f*, *g*, *i*, *j*, fig. 41) cuyas expansiones principales, aunque para ir á formar parte de la comisura ventral siguen un curso y distribución bastante semejante á las de las anteriores, ofrecen importantes diferencias que autorizan á formar con ellas un tipo diferente. Sus expansiones principales, casi siempre monofibrilares, se dirigen hacia arriba y penetran en la substancia plexiforme, por la cual caminan hacia la línea media, unas veces bifurcándose á poco de haber atravesado la cápsula interna, otras sin ramificarse. Cuando se bifurcan (*g*, *j*,) la rama externa se encamina generalmente, aunque no siempre, al manojo longitudinal de su propio lado, agregándose á sus elementos, mientras la in-

terna, que parece ser la principal, se dirige oblicuamente arriba y adentro, cruza el plano medio y continúa su dirección pasando por encima del manojo central longitudinal de la mitad opuesta, para dirigirse acaso á los manojos longitudinales dorsales, ó tal vez á los nervios laterales, y quizá unas veces á aquéllos y otras á éstos, destino que no hemos podido precisar de modo concreto, porque ordinariamente aparecen cortadas en las zonas superiores del ganglio. En *h* (fig. 31) la rama interna se ve llegar muy cerca del manojo longitudinal dorsal, al cual parece encami-

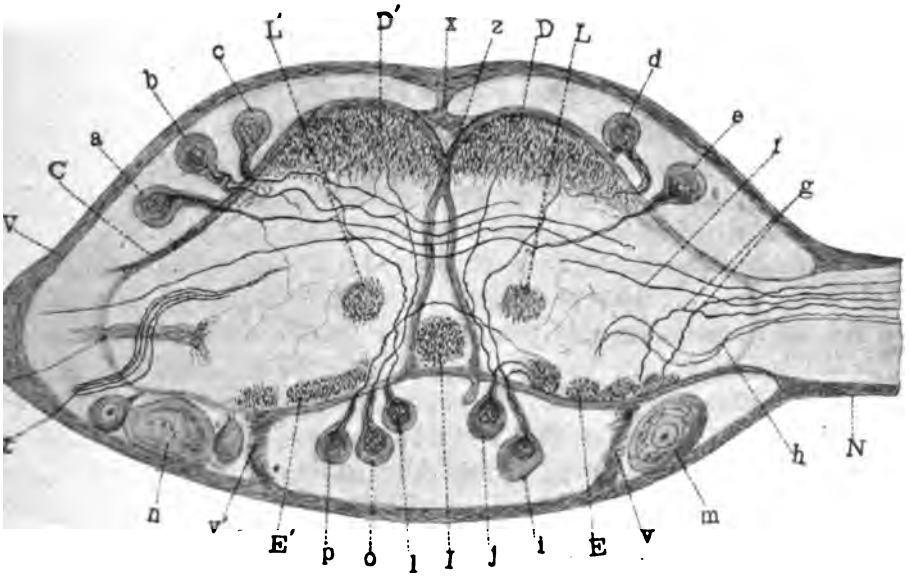


Fig. 39. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*. — V, C, D, D', E, E', I, L, L' y N, Como en las figuras precedentes; *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, Células de los focos dorsales; *f*, *g*, *h*, Fibras de tipo motor que pasan por el nervio derecho; *m*, *n*, Gruesas células de los focos laterales (inferiores); *i*, *j*, *l*, *o*, *p*, Células pequeñas del lóbulo ventral medio; *s*, *t*, Manojos de fibras periféricas que pasan por el nervio izquierdo; *v*, *v'*, Tabiques ventrales; *x*, Idem dorsal medio superficial; *z*, Idem central con sus dos hojas correspondientes á la cápsula interna de cada mitad de la substancia plexiforme.

larse; pero en esta expansión, la rama externa no se dirige á los manojos ventrales como en general habíamos venido observando, sino que se pierde en la *Punktsubstanz* por un cabo finísimo.

Las que no se dividen, al menos en apariencia, dentro del corte (figura 41, *f*, *i*), siguen ordinariamente dirección análoga ó paralela á las ramas internas de las otras y su destino ulterior debe ser también el de éstas.

Una disposición interesante y que no debe pasar inadvertida es la representada en *l* (fig. 38); de mediana ó pequeña talla, presentan un pedí-

culo muy grueso y corto por el cual caminan independientemente, desde su salida del retículo intrasomático, dos neurofibrillas ó dos manojos formados por dos ó tres hebras de distinto grosor, una de las cuales, á semejanza de la rama externa de algunas de las anteriormente enumeradas, se dirige hacia fuera, contorneando el manojo de fibras longitudinales laterales por su lado ventral hasta su extremo externo, en el cual se interrumpe ó deja de ser visible, y la otra, homóloga al parecer á la rama interna de aquéllos, cruza la línea media y pasa por encima del manojo central del lado opuesto (derecho en este caso), siguiendo su marcha, hacia la derecha, por el centro de la substancia reticular, donde fué seccionada en el corte de donde tomamos nuestra figura. Las células de este tipo pueden considerarse como bipolares, puesto que las dos ramas son independientes desde que abandonan el cuerpo celular, aun cuando los dos polos aparecen muy próximos el uno al otro, carácter que parece ser predominante en las bipolares de los ganglios medios y de que hemos visto repetidos ejemplos en los cortes horizontales.

Las expansiones de algunas células de los lóbulos ventrales, ordinariamente muy próximas al plano medio, suministran, al penetrar en la substancia plexiforme, mayor número de ramas que las que acabamos de indicar. En *j* (fig. 38), se ve una célula de tipo pequeño, aunque no diminuta, situada un poco á la izquierda del plano medio, cuya expansión principal, unifibrilar, se dirige verticalmente hacia arriba, penetra en la substancia plexiforme, dividiéndose en tres ramas: una externa, que va al manojo lateral de fibras longitudinales; otra media, que se dirige primero arriba y luego hacia adelante, donde, por causa de ese cambio de dirección, fué seccionada y no hemos podido seguir en otros cortes, y otra interna que, encorvándose á la derecha, cruza el plano medio y va á perderse cerca del manojo longitudinal central del lado opuesto; mas el curso y destino de las ramas de división originadas por la neurofibrilla primitiva de esas células, ofrece bastante variedad. Además, las células de este tipo no siempre poseen expansiones monofibrilares; algunas veces, como se observa en *h* (fig. 43), por el pedículo celular corre un manojo de fibras más ó menos numerosas, del cual se destacan luego dos ramas laterales, una externa que, como las anteriores, se encamina hacia el manojo longitudinal vecino, y otra interna que cruza el plano medio, pasando aparentemente por debajo del manojo longitudinal impar, camino muy rara vez seguido por las ramas de las células de estos lóbulos. La rama terminal ó principal continúa, formada aún de varias fibrillas, hacia la parte superior de la substancia reticular.

También envían elementos fibrilares á la comisura tranversa ventral ciertas células situadas en los lóbulos laterales inferiores, cuyas expan-

siones principales se dirigen oblicuamente arriba y adentro, pasando casi siempre entre las fibras de los manojos longitudinales laterales para penetrar en la substancia plexiforme, unas veces bifurcándose (fig. 44, *l*), otras, al parecer, sin dividirse (fig. 36, *j*, *l* y fig. 37, *g*), aunque acaso éstas se bifurquen también en el seno mismo de aquellos manojos, siquiera no hayamos logrado descubrir con claridad semejante división. Las ramas internas de la bifurcación, cuando la hay, y la fibra única en otro caso, cruzan el plano medio, siguiendo el mismo camino que las procedentes de células correspondientes á los lóbulos medios, siguiendo en la

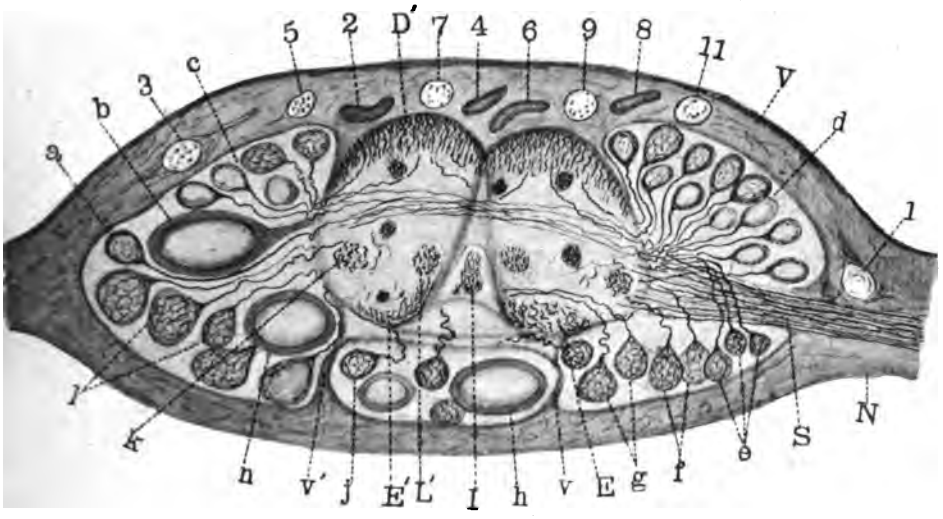


Fig. 40. — Corte transversal de un ganglio medio de la *Pontobdella muricata*. — (Prism. de dib. de Leitz, obj. 6, long. 17 cm. red. $^1/_2$). — V, D', E, E', I, L', N, *v* y *v'*, Como en las figuras precedentes; *a*, *b*, *c*, *l*, *n*, Células de la gran masa lateral izquierda; *d*, Idem del foco dorsal derecho; *e*, *f*, *g*, Idem del ventral lateral del mismo lado; *h*, *j*, Idem del ventral medio; *k*, Grupo de fibras oblícuas situado en la base de la raíz de los nervios sólo en algunos cortes; S, Elementos fibrilares del nervio derecho; Números 1 al 11, Núcleos diseminados en el neurilema.

mitad opuesta del ganglio análogos curso y destino, ya perdiéndose en los manojos laterales (fig. 36, *j* y fig. 37, *g*), ya en los centrales (figs. 36 y 44, *l*), ó en el centro de la substancia plexiforme.

Formando parte de la comisura ventral es frecuente hallar neurofibrillas de grosor casi completamente uniforme en toda la longitud en que pueden seguirse á través del ganglio (fig. 43, *e*), al parecer, independientes, puesto que por ninguno de los extremos se descubre su unión á un cuerpo celular de donde procedieran; mas esa independencia es sólo aparente y depende de que, por causa de las inflexiones que cerca de su origen describen, las expansiones fueron seccionadas y separadas del

cuerpo de las células correspondientes, que se hallan en los cortes anterior ó siguiente al en que aquéllas se encuentran.

b) Las expansiones celulares que no cruzan la línea media del ganglio, ofrecen disposiciones tan interesantes y variadas como las que forman las comisuras transversas de que acabamos de hacer mención. Prescindiendo de una multitud de ellas que, como las representadas *c*, *d*, *e* y *f* (fig. 36); *e* (fig. 37); *c* y *d* (fig. 42) y otras, no permiten determinar con precisión su destino por haber sido cortadas en las primeras porciones de su trayecto intraneuropilar, aunque con frecuencia se presuma con muchas probabilidades de acierto, existen no pocas disposiciones perfectamente determinables y aun determinadas, poco ó nada conocidas hasta ahora, cuyo conocimiento nos parece del mayor interés para explicar ciertos rasgos de la estructura íntima de los ganglios.

En los lóbulos dorsales, especialmente en las regiones superiores ó internas, hállanse numerosas células, generalmente medianas ó pequeñas (figs. 37 y 41, *b*, *c* y fig. 38, *b*, *g*), cuya expansión, frecuentemente monofibrilar, se encorva hacia arriba después de haber penetrado en la substancia plexiforme, caminando directamente hacia el cordón dorsal de fibras longitudinales correspondiente á la misma mitad del ganglio, á cuyos elementos se une para continuar con ellos en su curso anteroposterior durante un trayecto más ó menos largo, que no hemos podido determinar con precisión, aunque nos inclinamos á creer que una gran parte de ellas atraviesan, formando parte de aquéllos, el ganglio en toda su longitud, continuando luego por los cordones ó comisuras interganglionares hasta otros ganglios más ó menos lejanos: mas es casi seguro que no cruzan la línea media para transportarse á la mitad opuesta del ganglio, porque, por regla general, los cruzamientos se hacen por debajo del nivel en que se hallan los aludidos manojos. Sin embargo, conviene tener presente que estas células presentan grandes analogías con aquellas otras (fig. 41, *d*), cuya expansión, después de cruzar la línea media, se encamina al cordón dorsal del lado opuesto; mas á pesar de esas semejanzas, creemos que deben considerarse como tipos distintos entre sí, uno formado por células cuya expansión se conserva en la misma mitad del ganglio, y el otro por aquellas que, formando parte de la comisura dorsal, marchan al lado opuesto, continuando después por el cordón de este lado ó siguiendo su curso por los nervios laterales.

Las expansiones de otras células situadas también en los lóbulos dorsales, frecuentemente provistas de una sola neurofibrilla, aunque no siempre, penetran en la substancia plexiforme por el hilo suprarradicular, por donde pasan casi todas las de los corpúsculos de aquellos focos (fig. 38, *f*, *h* y fig. 41, *a*), y después de haber recorrido un trayecto va-

riable, generalmente no muy largo, se encorvan hacia adelante ó hacia atrás, marchando en sentido longitudinal, por cuya causa son cortadas é interrumpida su persecución. Estas expansiones, constantemente situadas por debajo de los manojos longitudinales dorsales, siguen, después de experimentar el indicado cambio de dirección, caminos diferentes: unas se dirigen hacia las raíces de los nervios laterales del mismo lado, por los cuales caminan después, y son frecuentemente visibles en todo su trayecto intraganglionar en los cortes horizontales cuando, por su posición próxima al plano ecuatorial del ganglio, siguen una dirección aproximadamente paralela á éste y quedan incluídas por completo en el espesor del corte; otras, después de dar cierto número de ramas que se pierden en la substancia plexiforme ó salen por los nervios laterales, continúan su curso por los cordones comisurales longitudinales, y suelen ser visibles también en los cortes horizontales.

Otras células, igualmente situadas en los focos dorsales inmediatamente encima de las raíces de los nervios laterales, envían sus expansiones directamente á los nervios del mismo lado; y como algunas veces su trayecto intraganglionar es muy corto y su posición casi vertical, quedan incluídas por completo en el espesor de los cortes transversales, y pueden seguirse desde su origen en el cuerpo celular hasta su salida del ganglio por el nervio correspondiente. En la figura 42 se ven, en *a* y *b*, dos células situadas en el límite inferior del lóbulo dorsal izquierdo, sobre la raíz del nervio correspondiente, cuyas expansiones penetran en la *Punktsubstanz*, y describiendo en ella un arco de corto radio, se encaminan al nervio del mismo lado, por el cual salen del ganglio; y en *e* (en la misma figura), otra célula más gruesa que las anteriores, situada en el lado derecho y cerca del medio de aquel foco cuya expansión, provista de un numeroso manojo de neurofibrillas, se encamina hacia el nervio correspondiente del mismo lado, describiendo un curso sumamente flexuoso, y sale del ganglio sin penetrar en la substancia plexiforme más que en una pequeñísima porción, junto á la raíz del nervio.

En los focos ventrales abundan aún más las células cuyas expansiones se conservan en la misma mitad del ganglio en que aquéllas residen, y presentan disposiciones mucho más variables y no menos dignas de mención.

En una gran parte de cortes transversales correspondientes á las zonas medias de los ganglios de los Gnathobdellidos, principalmente del *Hirudo medicinalis*, llama frecuentemente la atención la presencia de una ó dos células gigantes ó cuando menos muy gruesas, casi siempre provistas de hermosos retículos de anchas mallas, cuya única expansión, sumamente robusta y recorrida siempre por multitud de neurofibrillas,

unas gruesas, otras finas y delgadas, se dirigen directamente hacia afuera, ya atravesando la formación celular á cierta distancia de la substancia central plexiforme, ya acercándose á ésta contorneando la cápsula interna por su cara inferior, pero en general sin penetrar en ella, encaminándose hacia la raíz del nervio correspondiente del mismo lado, á cuyos elementos se unen á muy poca distancia de su salida del ganglio para trasladarse al territorio periférico de su destino.

En un punto variable de su trayecto intraganglionar, estas expansiones dan origen, por lo general, á una delgada rama lateral, ordinariamente provista de una sola neurofibrilla bastante robusta, que casi siempre se dirige hacia los manojos ventrales laterales de fibras longitudinales en los cuales penetran después de haberle contorneado en un cierto trayecto, unas veces por la superficie interna en plena substancia plexiforme (figura 37, *n*), otras por la externa entre las fibras del manojo longitudinal correspondiente y la cápsula interna (fig. 43, *n*), otras, en fin, por la extremidad externa de dicho manojo (fig. 43, *m*); pero en ciertos casos dicha rama lateral sigue un camino muy distinto y sumamente variado, uno de cuyos aspectos ó disposiciones aparece representado en la célula *m* (fig. 37), de cuya expansión principal nace, no lejos de su origen, una rama análoga á las anteriores por su grosor y demás caracteres, que se dirige primero arriba y luego hacia adentro y abajo, perdiéndose después en el interior del ganglio, un poco por encima del manojo longitudinal, donde parece terminar. Mas no siempre es igualmente manifiesta la existencia de esa rama lateral: algunas veces parece faltar, como sucede en las células *m*, *n* (fig. 36); pero acaso esta disposición es sólo aparente y depende de que, no pudiéndose ver su punto de origen de la expansión principal, se confunde después con las numerosas fibras en la substancia plexiforme.

Mas á poco que se fije la atención en las distintas células de esta clase observadas en los distintos cortes de un mismo ganglio, y comparándolas entre sí y con las correspondientes á los diversos ganglios de un mismo individuo ó de individuos distintos, descúbrese entre ellas un conjunto de analogías y caracteres comunes que permiten reunirlas en un solo tipo ó grupo morfológico perfectamente caracterizado, y se reconoce que están distribuídas con cierta regularidad, formando series que se extienden desde el ángulo externo del foco ó lóbulo lateral, en el punto de emergencia de los nervios correspondientes, hasta muy cerca del plano medio.

Por regla general, la expansión de estas células se coloca, á su salida del ganglio, en la parte inferior de los manojos de neurofibrillas que forman la raíz del nervio, donde se las reconoce fácilmente por su agrupación

en apretado haz y por la robustez de algunos de ellos (figs. 36 y 37, *n*, y fig. 43, *m*, *n*); pero aunque ésta sea su posición más general no es constante: algunas veces la prolongación cilindro-axil se coloca á una altura media entre los paquetes nerviosos (fig. 37, *m*) y aun no es raro encontrar otros (fig. 36, *m*) en que dicha expansión se sitúa en la parte dorsal del nervio, teniendo para ello necesidad de atravesar de abajo á arriba todo el espesor de su raíz. Generalmente las células situadas en las regiones medias del ganglio envían sus expansiones al plano inferior de los nervios y sólo algunas de las más externas se colocan en las zonas media y superior de los mismos.

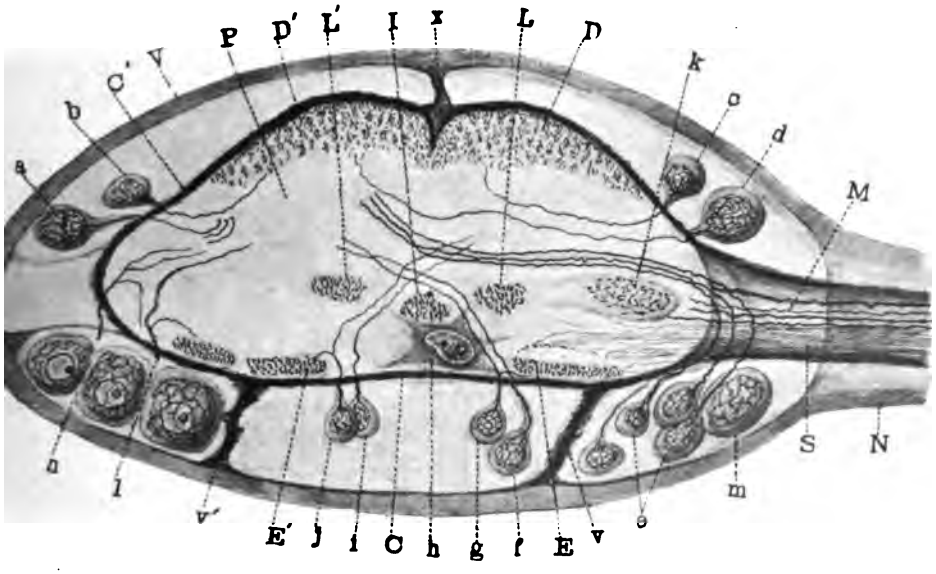


Fig. 41. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*. — V, C, C', D, D', E, E', I, L, L', N, S, *k*, *v*, *v'*, Como en las figuras precedentes; *a*, *b*, *c*, *d*, Células de los focos dorsales; *m*, *e*, Idem del ventral lateral derecho; *f*, *g*, *i*, *j*, Idem del ídem medio; *h*, Célula estrellada; *l*, Fibras procedentes de células del lóbulo lateral izquierdo (no visible en la figura); *n*, Gruesas células del mismo foco; P, Substancia plexiforme; M, Elementos de tipo motor que pasan por el nervio derecho.

En los lóbulos medios hállanse multitud de células homolaterales, cuyas expansiones principales recorren caminos muy diversos y se distribuyen de manera sumamente variada; mas las múltiples disposiciones que presentan pueden referirse también, como sucede en las otras categorías, á un cierto número relativamente pequeño de tipos morfológicos perfectamente caracterizados, de que procuraremos dar sucinta idea.

En las regiones centrales de los lóbulos medios del *Hirudo medicinalis*, obsérvanse con suma frecuencia ciertas células, generalmente pe-

queñas, cuya expansión principal (única) se encamina en línea recta (*h*, fig. 37), ó después de un trayecto más ó menos flexuoso (*l*, fig. 37; *k*, fig. 42), hacia el interior del ganglio, penetra en la substancia plexiforme, pasa entre el manojo impar y el central de fibras longitudinales correspondiente á la misma mitad del ganglio en que la célula reside, y continuando luego su trayecto ascendente, siempre por el mismo lado del ganglio, se dirige al manojo cordonal dorsal de la misma mitad, ya siguiendo un camino paralelo al plano medio, ya inclinándose hacia fuera en la mitad dorsal de su trayecto, continuando después en sentido longitudinal hacia adelante ó hacia atrás. Esas expansiones que con suma frecuencia contienen una sola neurofibrilla, se bifurcan en su mayor parte, ó acaso constantemente, aunque muy á menudo no hayamos logrado encontrar más que una de las dos ramas de la división, como sucede en las tres células aquí arriba citadas; mas en muchas de ellas se descubre la presencia de las dos ramas, cuyo grosor suele ser un poco distinto, las cuales toman direcciones opuestas, encaminándose una de ellas hacia la parte anterior, por cuya razón la llamaremos *rama cefálica*, y la otra hacia la posterior, que denominamos *rama caudal*, disposición que sólo puede apreciarse con entera claridad en las secciones sagitales de los ganglios; pero algunas veces puede descubrirse también en los transversales, como sucede en *i* (fig. 37), en que la expansión principal de una célula pequeña, siguiendo en general el camino que acabamos de indicar, llega próximamente al centro de la substancia plexiforme, y allí se divide en dos ramas, una posterior, que se dirige al manojo longitudinal dorsal del mismo lado, á cuyos elementos se agrega, y otra anterior, que en nuestra figura aparece seccionada, no quedando en el corte más que una pequeña porción, aparentemente dirigida hacia abajo y á la izquierda.

En los otros Gnathobdellidos (*Hæmopis*, *Limnatis*, etc.), este tipo celular se halla tan profusamente representado como en el *Hirudo*, y presenta análogas formas y variaciones con caracteres muy semejantes; así en la fig. 39, que representa un corte transversal de la mitad anterior de un ganglio del *Hæmopis sanguisuga*, se ven representadas dos células (*o*, *l*), situadas en la mitad izquierda del lóbulo ventral medio posterior, cerca del plano medio, cuyas expansiones siguen, tanto en la zona celular como en la substancia plexiforme, análogo curso al que vimos seguir á sus semejantes en el *Hirudo*, yendo por último á perderse, como aquéllas, en el manojo dorsal antero-posterior del mismo lado, una cerca de la extremidad interna, y la otra cerca de la externa del mismo.

En las expansiones de estas células que sólo contienen una neurofibrilla no hemos logrado descubrir rama alguna de bifurcación, del mismo

modo que dijimos ocurría en algunas del *Hirudo* análogas á ellas; mas no por eso hemos de negar en absoluto su existencia, limitándonos á afirmar que no las hemos hallado, aunque acaso existirán, como existen en otras muchas análogas á ellas por su situación y caracteres, como las *i*, *j*, de la misma fig. 39: apenas penetran en la substancia plexiforme, se dividen en dos ramas, una de las cuales se dirige al manojo dorsal, siguiendo un camino casi enteramente simétrico con el de las anteriores, mientras la otra se une á los elementos del manojo ventral, manteniéndose ambas en la misma mitad del ganglio de donde proceden, y dirigién-

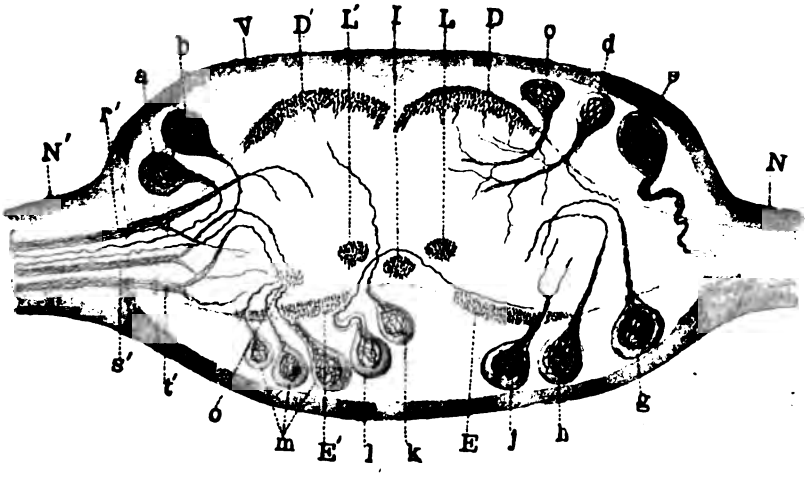


Fig. 42. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, D, D', E, E', I, L, L', N, N', Como en las figuras precedentes; *r'*, *s'*, *t'*, Manojos de fibras periféricas que entran en el ganglio por el nervio izquierdo; *a*, *b*, *e*, Células homolaterales de los focos dorsales; *c*, *d*, Idem de tipo cruzado del foco dorsal derecho; *g*, *h*, *j*, Idem del lóbulo ventral lateral del mismo lado; *k*, *l*, Idem del ventral medio; *m*, Idem del lateral izquierdo, cuyas expansiones marchan por un pequeño manojo (*o*) de fibras de dirección longitudinal.

dose, por último, una y otra muy frecuentemente hacia adelante, como á veces se comprueba en los cortes sagitales, aunque acaso algunas caminen, en otras células, en sentido opuesto ó cuando menos diferente. Muchas veces las dos ramas de bifurcación de la expansión principal de estos corpúsculos marchan al manojo longitudinal ventral, dirigiéndose una hacia adelante (rama cefálica), y la otra hacia atrás (rama caudal) (fig. 29, *i*), ó ambas al manojo dorsal del mismo lado, que hemos indicado en el *Hirudo*, y como con más claridad veremos luego en los cortes longitudinales.

En los Rhynchobdellidos se observan numerosas disposiciones pertenecientes al mismo tipo de corpúsculos homolaterales. En *j* (fig. 40) y en

g, *h* (fig. 44), se hallan representadas un cierto número de pequeñas células, residentes en las distintas regiones del lóbulo ventral medio posterior de los ganglios de la *Pontobdella muricata*, cuya expansión contiene una sola neurofibrilla, la cual, á semejanza de sus análogas del *Hirudo* y *Hæmopis* (aun cuando recorriendo en general un camino más tortuoso y á veces muy oblicuo), se encamina hacia el interior del ganglio, penetra en la substancia reticular é inmediatamente se bifurca; una de sus dos ramas va al manojo cordonal correspondiente, que con frecuencia contornea por su cara inferior durante un trayecto variable, y la otra marcha hacia las regiones dorsales del ganglio, pasando también entre el manojo impar y el central del mismo lado, para perderse, según todas las apariencias, en el manojo cordonal dorsal del mismo lado, puesto que los elementos de estas células no cruzan la línea media.

En las *Glossiphonia* se observan también análogas disposiciones, de algunas de las cuales da idea la figura 22, aunque está destinada principalmente á mostrar objetos diferentes.

Otro tipo morfológico bien distinto de los precedentes, es el representado en *i* (fig. 36), formado por un corto número de células pequeñas ó de mediana talla, cuya expansión principal, unas veces unifibrilar, otras polifibrilar, aunque sus fibrillas rara vez son más de tres ó cuatro (dos á menudo), penetra íntegra en el manojo cordonal impar por el cual camina; mas á decir verdad, aunque incluímos este tipo entre las células homolaterales, teniendo en cuenta que las neurofibrillas que constituyen el manojo longitudinal impar suelen seguir un camino casi paralelo al plano medio, no podríamos asegurar que no crucen la línea media, siendo precisos nuevos estudios para dilucidar este punto.

Grandes analogías con la precedente presenta otra disposición, poco abundante también al parecer, observada en ciertas células igualmente situadas en el lóbulo medio ventral (fig. 36, *h*), cuya expansión principal, penetrando en la substancia plexiforme entre el manojo impar y el ventral lateral correspondiente, se encamina directamente al manojo cordonal central del mismo lado, en el cual penetra, reuniéndose á sus elementos y marchando con ellos á través del ganglio.

En los lóbulos laterales hállanse no pocas células cuyas expansiones permanecen en la misma mitad del ganglio en que aquéllas residen, y presentan tales diferencias en su distribución, que autorizan á considerarlas como pertenecientes á cierto número de tipos distintos.

Algunas de ellas envían su expansión principal directamente á los manojos cordonales ventrales, de cuyos elementos forman parte, como se observa en *e*, *f* (fig. 44), donde se representan dos pares de células de pequeña talla del lóbulo lateral derecho de un ganglio medio de la *Pon-*

tobdella muricata, uno situado á corta distancia del lóbulo medio (*f*), que envía sus expansiones hacia la parte media del manojo longitudinal próximo, y otro (*e*), bastante cerca de la raíz del nervio del lado derecho (que no está incluído en el corte), cuyas prolongaciones cilindro-axiles van á penetrar en el mismo manojo por su extremidad externa. A este tipo pertenece, sin duda alguna, la célula *o* (fig. 38), aunque á primera vista parezca muy distinto el curso de su expansión principal.

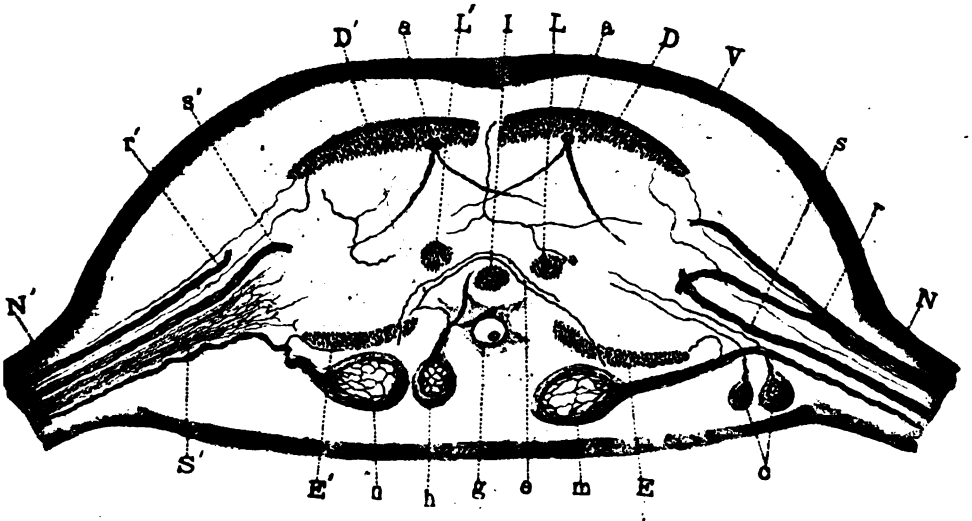


Fig. 43. — Corte transversal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, D, D', E, E', I, L, L', N, N', S', *r*, *r'*, *s*, *s'*, Como en las figuras precedentes; *a*, *a'*, Sección de los manojos de fibras periféricas que entran por los nervios y cruzan la línea media en el punto en que se encorvan para colocarse paralelamente al plano medio; *c*, Pequeñas células infrarradiculares; *m*, *n*, Gruesas fibras homolaterales ventrales; *e*, Fibras de la comisura ventral, cuyas células de origen no están en la figura; *g*, Célula estrellada; *h*, Célula del lóbulo ventral medio que da tres ramas en la substancia plexiforme.

Otras células, situadas en las inmediaciones de las anteriores (fig. 40, *f*, *l*), envían sus expansiones siguiendo un trayecto más ó menos oblicuo y tortuoso, hacia la *Punktsubstanz*, en la que penetran próximamente al nivel de la raíz del nervio correspondiente, cruzando á veces (*f*) una pequeña porción de ésta; pero en lugar de encaminarse, como las anteriores, á los manojos ventrales longitudinales, se dirigen á un pequeño manojo de fibras (K, K') que sólo existe en ciertas regiones del ganglio, y que está al parecer formado, cuando menos en parte, por las expansiones más ó menos horizontales procedentes de células situadas en estos lóbulos que, después de seguir un trayecto variable en sentido longitudinal, salen total ó parcialmente por los nervios del mismo lado. Cuando los cuerpos de estas células están situados próximamente al nivel del

origen de los nervios, como las *l* (fig. 40), pueden quedar incluídas por entero en los cortes horizontales, en los cuales aparecen con el aspecto y caracteres correspondientes á las representadas en *b* (fig. 32), *l* (fig. 33) y *c*, *d* (fig. 34). Mas si las células están situadas en planos más bajos ó en la vecindad de los lóbulos medios, como sucede con las representadas en *m* (fig. 42), entonces es sumamente difícil, si no imposible, poder observar esa curiosa é interesante disposición, porque si los cortes son algo delgados, los cuerpos celulares quedan separados de sus expansiones antes de penetrar en dichos paquetes de fibras horizontales (*o*), y si los cortes son suficientemente gruesos para contener células y prolongaciones, se interponen entre unas y otras los manojos longitudinales ventrales, dificultando ó impidiendo por completo la persecución de las expansiones ó de determinadas fibras en el seno del tupidísimo plexo de neurofibrillas que en el campo del microscopio aparecen.

Las expansiones de ciertas células de este interesante tipo cruzan oblicuamente de abajo arriba la raíz del nervio correspondiente y, dirigiéndose luego hacia el interior del ganglio, parecen encaminarse también hacia los mismos paquetes y trasladarse, por consiguiente á los nervios del mismo lado (fig. 40, *e* y fig. 44, *n*); mas esta última parte de su trayecto es difícil de seguir con precisión á causa de que sus fibras se confunden con los elementos neurofibrilares que forman la raíz del nervio.

Tal vez puedan referirse á este tipo morfológico, aunque presenten diferencias bien apreciables con las anteriores, ciertas células de que da idea las representadas en *g* y *h* (fig. 42), cuyas expansiones, después de recorrer un trayecto variable en sentido ascendente, en el seno de la *Punktsubstanz*, se encorvan unas veces hacia adelante, otras hacia atrás; pero en cuanto á su curso ulterior, no nos ha sido posible determinarlo con exactitud porque, á causa de las grandes inflexiones que describen, aparecen seccionadas en todos los cortes; y aunque creemos que una parte de ellas camina en sentido antero-posterior hacia los cordones longitudinales y otras salen por los nervios laterales, juzgamos necesarias más precisas observaciones para determinarlo.

Entre los corpúsculos homolaterales situados en las zonas ventrales laterales de los ganglios, debemos citar también algunos (fig. 38, *i*), cuyas expansiones marchan primero oblicuamente hacia la periferia, contorneando por fuera la substancia plexiforme, sin penetrar en ella hasta llegar muy cerca de la raíz del nervio correspondiente, atraviesan dicha raíz y, encorvándose á su nivel hacia adentro y arriba, se dirigen al manojo longitudinal dorsal del mismo lado, por el cual caminan á través del ganglio.

Esta disposición presenta grandes analogías con otra que hemos descrito y representado (fig. 41, *e*), como formando parte de los elementos cruzados de la comisura transversa dorsal, si bien ofrecen entre sí la capital diferencia de ser aquéllas homolaterales y éstas cruzadas; pero, por lo demás, sus relaciones de forma y distribución son muy semejantes, como puede juzgarse por los dos corpúsculos representados en *l* (fig. 31), cuyas expansiones siguen un largo camino enteramente paralelo, desde el plano ventral del ganglio hasta las zonas superiores de la substancia plexiforme, cerca del plano medio, y á este nivel se separan, yendo una

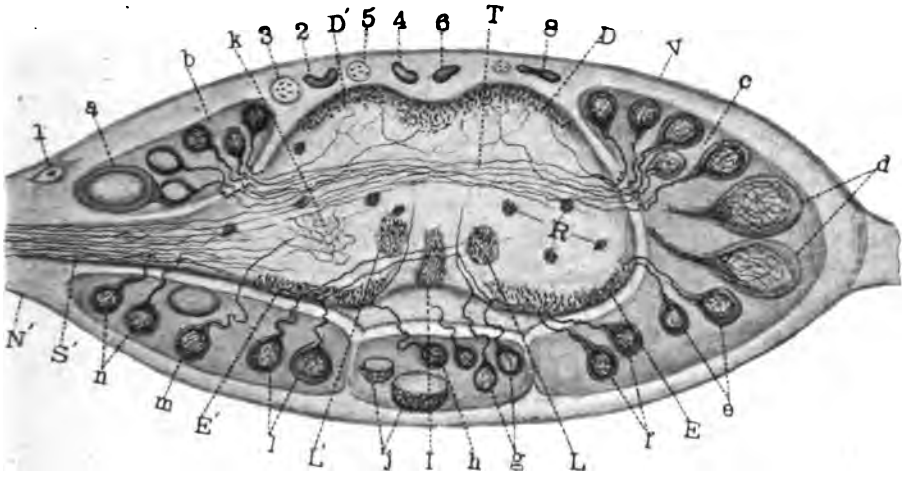


Fig. 44. — Corte transversal del mismo ganglio de la *Pontobdella muricata* que el representado en la fig. 40. (Prism. de dib. Leitz, obj. 6, long. 17 cm., red. $^1/_2$).— V, D, D', E, E', I, L, L', N', S', *k*, Como en las figuras precedentes; *a*, *b*, Células del grupo dorsal izquierdo; *c*, *d*, *e*, *f*, Idem de la gran masa lateral del lado derecho; *g*, *h*, *j*, Idem del lóbulo ventral medio; *l*, *m*, *n*, Idem del ventral lateral izquierdo; Números 1 al 8, Núcleos diseminados en el neurilema; R, Pequeñas manchas que á grandes aumentos se resuelven en manojos de neurofibrillas teñidas en negro intenso.

á perderse en el manojo longitudinal correspondiente á la misma mitad, mientras la otra atraviesa el plano medio para ir á la mitad opuesta, probablemente á incorporarse á los elementos del otro manojo longitudinal de fibras cordonales.

Existen también en los mismos lóbulos ventrales ciertas células, no muy numerosas al parecer (fig. 31, *g*), cuya expansión principal, de curso muy flexuoso al principio, se encamina primero hacia fuera, penetra en la substancia plexiforme por debajo de la raíz del nervio correspondiente y en seguida se divide en dos ramas: una interna, más ó menos horizontal, que corre por encima del manojo longitudinal ventral del mismo lado, y otra externa, que atraviesa la substancia plexiforme hasta

muy cerca de su límite superior, encorvándose, por último, hacia fuera, como para salir por el nervio lateral adyacente, á cuyos elementos parece mezclarse, si bien es difícil seguir su curso en esta última porción, por confundirse con las fibras que constituyen la raíz de dicho nervio.

Es también digno de notarse el curso y posición de las expansiones de algunas gruesas células residentes en los focos laterales, en la vecindad de las raíces de los nervios. Aun cuando presentan mucha variedad, de ellas puede dar idea la representada en *n* (fig. 38), que es una de las más frecuentes. Se ven allí dos células del foco lateral izquierdo, situadas en el plano ecuatorial del ganglio, por cuya expansión principal, que es muy robusta, corre un gran manojo de neurofibrillas; dicha expansión se dirige primero arriba y adentro, después oblicuamente hacia abajo hasta llegar á la parte media del manojo ventral lateral antero-posterior, por el cual caminan; pero á causa del cambio de dirección que para esto tienen que ejecutar, son seccionadas, como se ve en la figura, por cuya causa no nos ha sido posible seguir su curso ulterior, el cual tampoco es fácil de determinar, por análogos motivos, en los cortes horizontales.

Hállanse, por último, en todos ó casi todos los cortes multitud de células cuyas expansiones principales, después de recorrer un trayecto más ó menos largo en el interior de la substancia plexiforme, se encorvan hacia adelante ó hacia atrás, siendo seccionadas por causa de ese cambio de dirección, circunstancia que dificulta muy frecuentemente el que se pueda determinar con certeza el curso que ulteriormente siguen, y aunque muchas veces se presume por analogía con otras semejantes, conviene guardarse de hacer afirmaciones categóricas para evitar el riesgo de incurrir en error. De tales disposiciones, que son sumamente variadas, damos algunos ejemplos: en *h* (fig. 29), *j* (fig. 42), *c* (fig. 43), *m* (fig. 44); sin embargo, cualquiera que aquél sea, siempre podrá referirse á alguno de los tipos que dejamos indicados.

Cortes sagitales.

La simple inspección de nuestras figuras 45 y 46, demuestra la importancia grande que los cortes sagitales tienen para el conocimiento de la estructura íntima de los ganglios de la cadena ventral, no sólo de los Hirudíneos, sino de los anélidos en general, pues es de creer que, con las naturales variantes correspondientes á los diferentes grupos zoológicos, existan en unos y otros las mismas disposiciones anatómicas fundamentales.

Mas aun cuando todos ellos suministran datos y observaciones útiles, no todos ofrecen el mismo interés; los situados á uno y otro lado del

plano medio y no muy alejados de éste, son los que más y mejores enseñanzas proporcionan, y aun éstos contienen datos muy distintos y diversos, según la región del ganglio que comprenden. La figura 45 ha sido tomada de un corte que contiene una zona vertical antero-posterior, situada entre el manojo longitudinal impar por un lado y central del lado izquierdo por el otro, y ofrece aspecto muy distinto de la figura 46, que corresponde á un corte vertical de la parte media de la substancia plexiforme. Una y otra muestran cierto número de disposiciones interesantísimas, que no parecen haber sido descritas hasta ahora, que nosotros sepamos por lo menos, y que explican de una manera clara y evidente la procedencia de ciertos elementos cuyo origen era completamente desconocido.

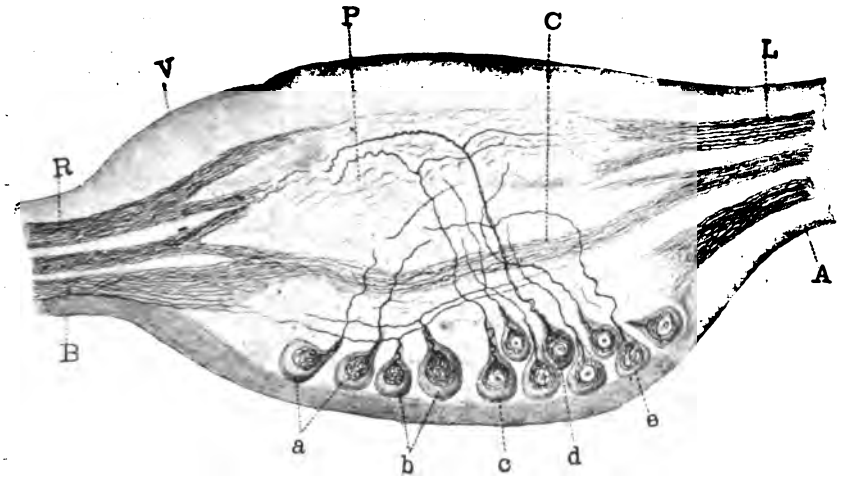


Fig. 45. — Corte sagital de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis* pasando por el plano medio ó muy cerca de él. — A, Cordón ó comisura longitudinal anterior; B, Idem posterior; V, Neurilema; L, Manojos cordonales anteriores; R, Idem posteriores; C, Idem central izquierdo; P, Substancia plexiforme; *a*, *b*, Células del lóbulo medio ventral posterior; *c*, *d*, *e*. Idem del anterior.

Limitándonos ahora al estudio del curso y distribución de las expansiones de las células nerviosas ganglionares, de que venimos ocupándonos, describiremos, á semejanza de lo que hemos hecho en los cortes horizontales y transversales, las principales disposiciones observadas, que no serán desde luego todas las existentes, pero á las que, á nuestro juicio, pueden referirse las demás.

En los cortes próximos al plano medio obsérvanse á menudo, cuando son suficientemente paralelos á él (fig. 45), para que no resulten cortadas todas las neurofibrillas de curso ascendente, un cierto número de células situadas en los ventrales medios anterior (*a*, *b*) y posterior (*c*, *d*, *e*),

cuyas expansiones principales se dirigen más ó menos oblicuamente hacia arriba, inclinándose por regla general adelante las procedentes del lóbulo posterior y hacia atrás las del anterior.

Algunas de ellas (*c*, *d*), provistas, como la mayor parte de sus vecinas, de una sola neurofibrilla generalmente robusta, atraviesan la substancia plexiforme hasta llegar muy cerca de su límite superior, donde aquélla se divide en dos ramas que forman una Y de ramas muy abiertas; una de ellas, algo más delgada, se dirige hacia adelante adelgazándose bastante, y parece marchar á la comisura longitudinal anterior por el manojo dorsal correspendiente, aunque acaso algunas de ellas terminen á este nivel en la substancia plexiforme. La otra es posterior, algo más robusta, y se dirige hacia atrás, describiendo primero una curva suave con algunas pequeñas flexiones en forma de zig-zag, siguiendo despues un curso más flexuoso, en el cual suelen ser cortadas, como aparece en nuestra figura, circunstancia que dificulta en cierto modo la persecución de estas ramas en el resto de su trayecto intraganglionar. Sin embargo, todo induce á creer que marchan por los manojos posteriores, incorporándose ya á los paquetes dorsales, ya á los medios del cordón comisural correspondiente.

Nos parece de todo punto evidente que estas células corresponden á aquel tipo que hemos descrito cerca del plano medio en los cortes transversales como células homolaterales (fig. 37, *i*).

Las expansiones de otras muchas células de estas zonas se dirigen también, siguiendo caminos más ó menos tortuosos, hacia las regiones medias ó dorsales del ganglio, siendo seccionadas en su curso (figura 45, *a*, *e* y otras), y no pudiéndose, por tanto, seguir en todo su curso intraganglionar; algunas de éstas deben ser células homolaterales análogas á las observadas en los cortes transversales representadas en *h*, *i* (figura 37), *i*, *j*, *l*, *o* (fig. 39), *k* (fig. 42); otras, en cambio, serán cruzadas y corresponderán á las que en los cortes transversales forman la comisura transversa ventral.

Las prolongaciones de cierto número de células situadas también cerca del plano medio en los lóbulos ventrales (fig. 45, *b*), y una gran porción de las residentes en estos mismos lóbulos en planos algo más desviados lateralmente, aun cuando presentan grandes analogías con las anteriores, se conducen de muy distinto modo; dirígense primero, como las de aquéllos, en dirección ascendente, pero en vez de recorrer la substancia plexiforme en sentido vertical y en trayectos variables, como acabamos de ver, se conservan en las zonas ventrales; apenas ha atravesado la lámina ventral de la cápsula interna, la neurofibrilla, generalmente única, que circula por dicha expansión, se divide en T, originando dos ramas,

una anterior y otra posterior, casi del mismo grosor, por cuya causa es frecuentemente difícil decidir cuál de las dos será la principal y cuál la que deba considerarse como secundaria ó accesoria.

El destino de estas dos ramas es bastante variable: unas veces son homolaterales, es decir, que permanecen ambas en la misma mitad del ganglio en que yacen las células de donde toman origen; otras veces queda una sola en la misma mitad, tomando la otra un curso más ó menos francamente transverso, como si se dirigiese al lado opuesto, siendo, á causa de este cambio de dirección, seccionadas é interrumpidas generalmente á corta distancia de su origen, pudiéndose estudiar mejor en los cortes transversales que en los sagitales.

Las primeras, las homolaterales, presentan también en su distribución ciertas diferencias que conviene mencionar: las de las células situadas cerca del plano medio envían ordinariamente sus dos ramas, unas al manojo longitudinal impar, otras al manojo central del mismo lado, encaminándose, por lo regular, las anteriores hacia los manojos cordonales medios, y las posteriores á los ventrales, como se observa en *b* (fig. 45); las situadas en los planos laterales, como las del grupo *b* (fig. 46), envían sus dos ramas al manojo ventral longitudinal del lado correspondiente. Algunas de estas ramas parecen terminar en el seno mismo del ganglio en que nacieron; pero una gran porción de ellas salen de él, ya por la comisura anterior, ya por la posterior, dirigiéndose á otros ganglios; en los cuales terminarán algunas, mientras otras acaso salgan por los nervios laterales para dirigirse á los territorios periféricos, cutáneos ó viscerales.

Algunas gruesas células del lóbulo ventral medio posterior, situadas á distancias variables del extremo caudal del ganglio, merecen especial mención: su expansión principal, siempre robusta, constantemente recorrida por un manojo bastante numeroso de neurofibrillas de distinto grosor, se divide á poca distancia del cuerpo celular, en cierto número de ramas cuyo curso y destino presentan gran variedad. En *d* (fig. 46) hállase representada una de estas células gigantes, que da idea de los principales caracteres de este interesante tipo morfológico.

Su expansión principal (única), que nace por un robusto pedículo recorrido por un gran paquete de fibrillas heterogéneas procedentes del hermoso retículo intrasomático, se encamina oblicuamente y describiendo un trayecto flexuoso hacia el polo caudal del núcleo reticular ó plexiforme, apenas penetra en él se divide en tres ramas perfectamente distintas por su distribución y estructura. Una de ellas, que parece ser la principal ó la continuación de la expansión principal (*g*), es posterior, está poblada por varias neurofibrillas y se encamina, siguiendo un curso flexuo-

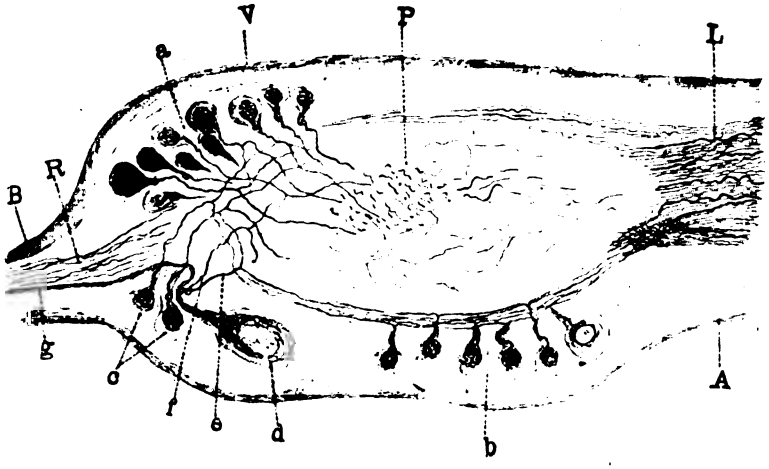
so hacia el cordón comisural posterior, por el cual sale del ganglio, ocupando el plano ventral, en el que se le puede observar durante un trecho bastante largo, gracias á la robustez de algunas de sus neurofibrillas. Otra rama es anterior (*e*), está recorrida por una sola neurofibrilla robusta, se dirige oblicuamente arriba y atrás é inmediatamente después de atravesar la cápsula interna se bifurca en Y, una de cuyas ramas es anterior y se reune á los elementos del manojo cordonal ventral, y la otra posterior ó superior, que camina arriba y atrás para terminar, adelgazándose considerablemente, en la región posterior de la substancia plexiforme. La tercera rama (*f*), también provista de una sola neurofibrilla, que es bastante delgada, se dirige arriba y adelante bifurcándose un poco por encima de la anterior y á semejanza de ésta en dos ramas en forma de Y; una muy delgada, de dirección ascendente, que termina adelgazándose, como el ramo posterior de la rama anterior, en el seno de la substancia plexiforme, y otro, algo más grueso, que se encorva abajo y afuera, en cuyo cambio de dirección ha sido seccionado, como lo son todos sus congéneres, por cuya causa resulta difícil determinar su ulterior destino, aun cuando nos parece probable que salga del ganglio por el nervio lateral posterior del mismo lado en que yace la célula de donde procede.

Existen, por último, en la región posterior del lóbulo ventral medio caudal, ordinariamente por detrás de las gruesas células de que acabamos de hacer mención, cierto número de pequeños corpúsculos (fig. 46, *c*), cuya expansión, generalmente monofibrilar, se dirige hacia arriba y adelante, describiendo casi siempre un arco de convexidad posterior, atravesando desde el plano ventral del ganglio en que las células residen, hasta muy cerca del límite postero-superior de la substancia plexiforme, á cuyo nivel la neurofibrilla se bifurca, originando dos ramas casi de igual grosor aparente: una inferior ó ventral que, caminando hacia abajo y adelante, se pierde en el plexo neuropilar ó es interrumpida en su camino por la sección; otra se mezcla á los elementos del manojo cordonal ventral, de análoga manera que lo hacían las ramas anteriores de bifurcación de las expansiones procedentes de corpúsculos situados por delante de éstos, á las cuales parecen homólogas. La otra es superior ó dorsal, bordea por arriba la substancia plexiforme y se pierde entre los elementos cordonales dorsales.

No es tampoco fácil decidir, como otras veces nos ha sucedido, cuál de las dos ramas de bifurcación de la neurofibrilla primitiva es la principal, es decir, la que continúa á aquélla con el carácter de cilindro eje, y cuál la secundaria: á nuestro juicio, hay razones para creer que la rama ventral es, al menos en la generalidad de los casos, la principal; pero debe-

s hacer constar que los argumentos en que fundamos esta creencia ı bastante deleznables y que en ciertos casos la rama dorsal, tan grue- ó más que la ventral, puede seguirse en un largo trayecto por el ma- o dorsal sin presentar indicio alguno de próxima terminación, exac- ıente como los demás elementos formadores de los cordones comisu- ɜs.

ʼuando los cortes están suficientemente desviados del plano medio, ıo el representado en la figura 46, se observan, principalmente en los remos (el posterior en nuestra figura), algunas células correspondien-



46. — Corte sagital de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis* un poco des- ıdo del plano medio; V, Neurilema; A, Cordón anterior; B, Idem posterior; Fibras cordonales anteriores; R, Idem posteriores; P, Substancia plexiforme; Células del foco dorsal; *b*, Idem del lóbulo medio anterior; *c*, Idem del poste- ɔr, cuyas expansiones se bifurcan cerca del plano dorsal; *d*, Gruesa célula del ismo lóbulo, cuya expansión principal se divide en tres ramas (*e*, *f*, *g*) una de las ales sale por el cordón posterior.

á los focos ó lóbulos dorsales cuya expansión principal aparece cons- ;emente seccionada á mayor ó menor distancia en el seno de la subs- ;ia plexiforme á causa de su dirección que, como en otro lugar queda ıo, es siempre de fuera á dentro, en sentido transversal ú oblicuo, to más inclinado hacia atrás ó hacia adelante cuanto más cerca es- las células de los extremos del ganglio; por consiguiente, sólo pue- apreciarse en los cortes sagitales detalles relativamente de escaso ırés en lo que al curso y distribución de las expansiones de aquellas ılas se refiere. Obsérvase, sin embargo, que una gran parte de ellas nonofibrilar y que esa fibrilla se divide á su entrada en la substancia ɜiforme en dos ramas: una secundaria, corta y delgada, que se pier-

de en el seno de la *Punktsubstanz* por un cabo sumamente delgado, y otra más gruesa que es siempre seccionada en su curso intra-neuropilar, ya al atravesar el ganglio para encaminarse al lado opuesto, ya al cambiar de dirección para dirigirse á los nervios laterales ó hacia los extremos del ganglio, según sea su ulterior destino.

Como se acaba de ver, los cortes sagitales tienen un interés excepcional: los datos que suministra revelan de manera indubitable el origen de una parte, cuando menos, de las fibras que atraviesan los ganglios en sentido antero-posterior, constituyendo los manojos longitudinales. Ya el ilustre profesor Retzius (1), con una intuición envidiable en armonía con sus grandes conocimientos, había emitido la opinión de que algunas de las fibras longitudinales de dichos ganglios tal vez procedieran de células situadas en la masa caudal; y aunque semejante origen sea discutible y aun poco probable para algunas de ellas, casi no cabe duda de que es el que corresponde á otras.

c) Substancia plexiforme.

Uno de los puntos más obscuros en el estudio del sistema nervioso de los Hirudíneos y de los invertebrados en general, es el que se refiere á la estructura del núcleo fibrilar, que hemos convenido en designar preferentemente con el nombre de *substancia plexiforme*, aun cuando á veces le daremos también alguna de las muchas denominaciones que de los distintos autores ha recibido.

El excesivo número de elementos que contiene, su diferente origen y complicada distribución, y sus múltiples entrecruzamientos, unido á la imperfección de los métodos de investigación hasta ahora empleados, son, sin duda alguna, las causas principales del desacuerdo que existe entre los sabios respecto del número, naturaleza, caracteres y relaciones de los elementos que constituyen esa substancia. Cierto que en los recientes trabajos de Hermann, François, Biedermann, Retzius, Apathy, Lenhossek, Prentiss, Bethe, Havet, Cajal y otros, se hallan consignados numerosos datos relativos á ese interesante asunto; pero aunque una buena parte de ellos puede considerarse como definitiva y completamente conocidos, muchos han sido interpretados de muy diversas maneras, otros parecen imperfectamente observados y algunos son todavía, á pesar de tan asiduos trabajos, casi completamente desconocidos.

Sin embargo, reuniendo á los conocimientos obtenidos por los métodos considerados como clásicos, los que se obtienen mediante el empleo del

(1) *Retzius (G.)*: Zur Kenntniss des centralen Nervensystems der Würmer. (Biolog. Untersuch., Neue Folge, tomo II, 1891).

nitrato de plata reducido, confiamos en que se pueda llegar á tener en breve plazo, si no ahora, idea bastante aproximada de la estructura de esta tan importante como complicada porción de los centros nerviosos.

Aun cuando no parece haber todavía acuerdo definitivo respecto de los elementos constitutivos de la substancia plexiforme, las enseñanzas consignadas en las obras clásicas demuestran, y nuestras propias observaciones confirman, que ésta se halla formada principalmente por una gran multitud de fibras que, recorriéndola en diferentes sentidos, se cruzan en distintas direcciones, y algunas células en número relativamente escaso, sumergidas unas y otras en una substancia semifiúida, transparente y sin estructura, la *substancia fundamental* que, aunque presentando aspecto un poco diferente, llena también los espacios intercelulares de la zona de los corpúsculos nerviosos, y se esparce y difunde en las otras formaciones del ganglio. Esta substancia fundamental parece servir al mismo tiempo de cemento que sostiene y mastic que aisla los distintos elementos de la substancia plexiforme, manteniéndolos en su posición y conservando sus relaciones.

Las células que moran en el neuropilo ó substancia plexiforme son de naturaleza conjuntiva, y de ellas nos hemos ocupado ya suficientemente para que no tengamos necesidad de insistir de nuevo en su descripción.

En cuanto á los elementos fibrilares residentes en dicho núcleo, son extremadamente abundantes en comparación con los demás, y no son todos de igual naturaleza; unos son conjuntivos, las fibras neuróglicas, de las cuales hemos tratado ya en su lugar, por cuya razón no es necesario volver aquí sobre su estudio, ya que nada especial habríamos de añadir á lo que allí dejamos consignado; los otros son, en general, de naturaleza nerviosa y los únicos de que ahora debemos ocuparnos.

Mas conviene tener en cuenta que, aunque algunos de estos elementos han sido considerados como nerviosos por la generalidad de los autores, probablemente no lo son ó cuando menos cabe dudar con algún fundamento de que lo sean, según tendremos ocasión de indicar cuando de ellos especialmente tratemos.

Las numerosas fibras nerviosas ó al menos consideradas como tales, que componen el complicadísimo sistema plexiforme, no están esparcidas y diseminadas de un modo arbitrario y desordenado. A poco que se fije la atención en los preparados en que esos elementos se denuncian con alguna claridad, se observa que, por lo menos, una gran parte de ellos se presentan constantemente agrupados en cierto número de haces ó manojos, cuya situación, número, forma, composición, caracteres y relaciones son siempre semejantes en todos los Hirudíneos, aunque pre-

sentan diferencias, no sólo en las distintas especies, sino aun en los distintos ganglios de una misma, sin contar las infinitas modificaciones que en sus diferentes aspectos y caracteres introducen los agentes y manipulaciones técnicas, la dirección de los cortes cuando éstos se practican, la desigual orientación y compresión cuando se estudian los ganglios enteros, etc., etc.

Mas á pesar de todas esas variaciones, siempre se puede reconocer sin gran esfuerzo que aquellos manojos ó grupos de fibras constituyen otros tantos sistemas, cuya distribución topográfica y significación morfológica importa mucho conocer, porque su constitución está íntimamente ligada con el curso, dirección y situación de los diversos materiales, procedentes ya de elementos residentes en los mismos ganglios ó en otros de la cadena, ya de los distintos territorios periféricos. Otros elementos, en cambio, parecen efectivamente esparcidos y diseminados al azar, sin que su curso y distribución se hallen en apariencia sometidos á ninguna ley. Mas cuando se hace minuciosa y detallada investigación, llegan á descubrirse ciertas agrupaciones menos importantes que las anteriormente aludidas por sus proporciones relativas, pero no por eso menos interesantes como disposiciones morfológicas y estructurales, siendo de creer que, salvo las variaciones individuales, todas obedezcan á un plan general de organización.

Antes de proceder al estudio especial de cada uno de los distintos tipos ó disposiciones particulares que en esas fibras se pueden reconocer mediante el empleo de los diversos métodos de investigación, nos parece de absoluta necesidad, para facilitar la exposición y comprender sin dificultad los datos referentes á su posición relativa, hacer un resumen de la conformación general de las masas ó paquetes principales de fibras y su distribución en el seno del núcleo plexiforme, para lo cual nos serviremos de preparaciones hechas según el método de Cajal (nitrato de plata reducido), que, tiñendo perfectamente el armazón neurofibrilar y permitiendo la práctica de secciones en todos sentidos, ofrece grandes y positivas ventajas sobre los demás.

En cortes transversales de todos los Hirudíneos aparece la substancia plexiforme de los ganglios abdominales dividida, como las otras partes del sistema nervioso y demás órganos centrales, en dos mitades simétricamente colocadas, como de todos es sabido, á derecha é izquierda del plano medio, más ó menos completamente separadas, ya por los senos dorsal y ventral que se insinúan entre ambas á profundidades varias, según el sitio por donde el corte pasa (figs. 36 y 40), ya por el tabique conjuntivo central (fig. 39), simple unas veces, doble otras, que á veces atraviesa todo el espesor del ganglio.

Si en estos cortes se recorre de arriba á abajo el plano medio en preparaciones en que no está teñido el elemento conjuntivo ó prescindiendo del tabique medio cuando aquél aparece impregnado, se observa constantemente, por lo general á poca distancia del vértice del seno dorsal, un manojo de fibras bastante numerosas, de dirección transversal, que no es otra cosa que la *comisura transversa dorsal* (fig. 44, T, y otras), la cual está formada no sólo por las expansiones de las células ganglionares que antes hemos indicado, sino además, como luego veremos, de otros elementos procedentes de muy distintos orígenes.

Debajo del manojo ó banda comisural transversa superior suele existir un pequeño espacio ensanchado á uno y otro lado en que los elementos fibrilares se cruzan sin orden al parecer y en muy diversas direcciones, formando un enrejado ó plexo que se extiende por los lados, ocupando los espacios libres de otras formaciones sistemáticas.

En el punto en que termina inferiormente ese pequeño espacio, se halla otro manojo de fibras transversas mucho menos numeroso que el anterior, ordinariamente formado en cada corte (según su espesor) por seis ú ocho fibras como máximum: es la *comisura transversa ventral*, en cuya constitución parecen no tomar parte otros elementos que los de que hemos hecho mención al tratar del curso de las expansiones principales de las células situadas en los focos ventrales del ganglio.

Inmediatamente por debajo del cruzamiento de estas fibras, frecuentemente rodeada por ellas en su parte superior, se encuentra la sección de un grueso manojo de fibras longitudinales que al ser seccionadas en sentido perpendicular á su dirección, aparecen representadas por puntos ó pequeños trazos negros. Es el *manojo longitudinal impar* (señalado con I en todas nuestras figuras de cortes transversales) que atraviesa el ganglio en toda su longitud y va luego á formar en los cordones ó comisuras interganglionares el *cordón impar* observado primero por Faivre y Leydig y considerado generalmente como homólogo del descubierto por Newport en los insectos.

En las regiones anterior y posterior del ganglio, en que las dos hojas de la cápsula interna se separan una de otra, especialmente en la parte inferior, el cordón impar camina dentro de un estuche ó conducto de tejido conjuntivo, formado á expensas de aquellas hojas y de la ventral de dicha cápsula (fig. 39).

Frecuentemente cilíndrico, ese paquete aparece á veces algo comprimido lateralmente ó ligeramente deprimido, adoptando en uno y otro caso la sección forma elíptica de excentricidad generalmente poco acentuada. Algunas veces se presenta, sin embargo, bastante alargado en sentido vertical, como se observa en las figuras 40 y 44, que correspon-

den á la *Pontobdella*, y que se ve con suma frecuencia en todas las especies; más ese alargamiento vertical depende de que el manojo ha sido cortado oblicuamente, como lo demuestra el hecho de que, en todos estos casos, aparece la sección formada por fragmentos ó trocitos más ó menos largos de neurofibrillas, en lugar de los puntos ó cortos trazos que se observan cuando la sección es transversal.

En el mismo plano medio, debajo del manojo impar, suele encontrarse una célula estrellada, ordinariamente de gran tamaño (figs. 29, 41 y 43), sirviendo como de almohadilla ó soporte que separa el manojo impar del techo del seno ventral en que termina por este lado, en el plano medio, la substancia plexiforme. Cuando esa célula no existe, que es el caso más frecuente, el manojo longitudinal impar se apoya sobre la cápsula interna.

En cuanto al origen de los elementos constitutivos de este interesante paquete de fibras, ya hemos visto que algunos, aunque al parecer no muy numerosos, proceden de células situadas en los focos ventrales medios del mismo ganglio; los otros, mucho más abundantes, vienen por los cordones longitudinales de otros ganglios de la cadena. A este manojo no hemos visto llegar nunca fibras de las que entran en el ganglio por los nervios, las cuales, cuando siguen un curso longitudinal, caminan por otros paquetes, generalmente alejados del manojo impar.

Algunas veces se encuentran en el plano medio del núcleo plexiforme, ó cuando menos muy próximas á él, algunas fibras aisladas de dirección más ó menos francamente vertical (figs. 37 y 38), que atraviesan dicha substancia en sentido ascendente. No siempre es posible descubrir la célula de donde proceden; pero teniendo en cuenta que cuando lo hemos logrado dichos corpúsculos residen en los lóbulos ventrales medios, creemos que siempre tienen origen semejante; y en cuanto á su destino ulterior también hemos visto, é indicado queda en lugar oportuno, que marchan por los manojos longitudinales dorsales, de que pronto hemos de ocuparnos.

Fuera del plano medio, en cada una de las dos mitades en que queda dividida la substancia plexiforme, existe un número igual de manojos ó grupos de fibras análogamente formados y simétricamente colocados.

A cada lado del manojo impar, siempre bastante cerca y un poco por encima de él, existe constantemente en cada mitad del neuropilo otro manojo de fibras longitudinales, cuya sección transversal (L, L′ en nuestras figuras), aparece con caracteres semejantes á los de aquél; es decir, sembrada de puntos y cortos trazos negros ó pardo-obscuros, según la intensidad de la reacción. Estos paquetes, que denominamos *manojos longitudinales centrales*, aun cuando en realidad nunca están situados en el centro de la mitad correspondiente del núcleo plexiforme,

sino hacia la región interna y siempre más próximos al plano ventral que al dorsal, son también más ó menos completamente cilíndricos, á veces un poco deprimidos, elípticos, algo más prolongados en sentido transversal. Frecuentemente se halla en el lado superior externo de cada uno de ellos un pequeño paquete paralelo á él, y que parece como complemento suyo (figs. 36 y 43).

Los elementos constitutivos de estos manojos provienen de distintos orígenes: algunos son, como anteriormente hemos visto, expansiones ó ramas de expansiones de células ganglionares, situadas en los lóbulos ó focos ventrales medios y laterales, unas homolaterales (figura 36, *h*), otras cruzadas (fig. 36, *g*, *l*; fig. 44, *l*), otros proceden de los ganglios anteriores y posteriores, y vienen por las comisuras longitudinales.

Análogamente á lo que dijimos del impar, los manojos centrales no parecen recibir fibras de las que penetran por los nervios laterales, ó al menos nosotros no hemos podido observarlas; pero como muchas de éstas marchan por los cordones á otros ganglios más ó menos distantes de aquellos por donde penetraron, tal vez en ellos dichas fibras formen parte de los manojos centrales. En cambio, hemos creído ver con relativa frecuencia neurofibrillas que, ya en el seno mismo de estos manojos, ya destacándose de ellos y encaminándose hacia la región media de la masa fibrilar, se adelgazan, palidecen y se pierden, como si allí terminaran.

En el límite dorsal del núcleo plexiforme, inmediatamente por dentro de la cápsula interna, se observa en cada lado, con suma facilidad y constantemente, la sección de un ancho paquete de fibras, también longitudinales, el *manojo longitudinal dorsal*, extendido en forma de arco, desde las inmediaciones del plano medio hasta cerca de la raíz de los nervios laterales de cada lado, aunque no llega á ella, sino que entre uno y otra queda una hendidura ó hilo, por donde pasan casi todas las expansiones de las células residentes en los lóbulos ó focos dorsales, para lo cual las procedentes de los corpúsculos situados en las zonas superiores tienen que recorrer un largo camino, dirigiéndose primero abajo y afuera, hasta llegar al nivel de dicha hendidura, encorvándose luego más ó menos rápidamente, según su posición, para penetrar en el neuropilo. Sin embargo, algunas veces, aunque relativamente no muy abundantes, las expansiones de ciertas células atraviesan entre las fibras de aquellos manojos y entran en la substancia plexiforme, un poco por encima del hilo ó hendidura lateral.

Los extremos internos de los manojos dorsales aparecen ordinariamente separados uno de otro en el plano medio, ya por un espacio más ó menos ancho, correspondiente á la interposición de las hojas dorsales de la

cápsula interna, que forman un tabique, unas veces casi incoloro (figuras 36 y 37), en el cual suelen verse fibrillas ascendentes (figs. 37 y 38), otras teñido de color pardo más ó menos obscuro (fig. 39); pero en muchos cortes, especialmente los correspondientes á las regiones centrales de los ganglios, llegan á ponerse en contacto el uno con el otro, y aun con relativa frecuencia, sobre todo en *Hæmopis* y *Pontobdella* se reunen pasando por debajo del ángulo más ó menos agudo que en el plano medio forma el seno dorsal (figs. 40, 41 y 44).

El espesor de estos manojos es sumamente variable con las especies, con los ganglios á que pertenecen y con la región del ganglio que los cortes comprenden. Por regla general, en el *Hirudo* suelen aparecer como dos arcos de relativamente escaso espesor (figs. 37 y 42), al paso que en el *Hæmopis* constituyen de ordinario gruesos paquetes macizos que descienden hasta encontrar los elementos de la comisura dorsal transversa (figuras 39 y 41); pero con bastante frecuencia se hallan en una misma especie las disposiciones extremas, como sucede en las figuras 40 y 44, ambas pertenecientes á la *Pontobdella muricata*, en una de las cuales los manojos dorsales forman arcos poco gruesos, mientras en la otra aparecen reunidos, como formando un solo paquete macizo, muy grueso, escotado en su lado dorsal por el seno correspondiente.

El origen de los elementos que forman los manojos longitudinales dorsales es sumamente variado: unos le tienen en el seno mismo del ganglio y proceden de células situadas en los lóbulos ventrales medios y laterales y en los focos dorsales, homolaterales unas, cruzadas otras, según hemos dicho en lugar oportuno al estudiar la distribución de las expansiones celulares, tanto en cortes transversales como en los sagitales. Otros, pertenecientes á muy diversas categorías, tienen su origen en territorios periféricos del cuerpo del animal y penetran en los ganglios por los nervios laterales: unos son cruzados, otros homolaterales, y de ellos nos ocuparemos especialmente cuando tratemos de cada uno de los diversos tipos á que pueden referirse las fibras que existen en el núcleo plexiforme.

Los manojos longitudinales dorsales forman una especie de techo, que cubre la substancia plexiforme en toda su longitud y en una gran parte de su anchura. Una porción de sus elementos termina en el seno mismo del ganglio en que residen; pero otros la atraviesan, pasando por los cordones longitudinales interganglionares, de los cuales forman parte importante.

En el límite ventral de la substancia plexiforme se observa también en todos los cortes, en cada mitad del ganglio, la sección de otro gran manojo de fibras longitudinales, que hemos designado con la denominación

de *manojo longitudinal ventral* ó *manojo ventral lateral* (E, E' en todas las figuras de cortes transversales), que se extienden desde la proximidad del plano medio, no lejos del manojo longitudinal central correspondiente hasta cerca de la raíz del nervio periférico del mismo lado, quedando entre uno y otra una hendidura análoga á la que hemos indicado en la región dorsal, con la cual parece continuarse.

Estos manojos son siempre arciformes, de curvatura inversa y menos acentuada que en los dorsales, en relación, por una parte, con la mayor convexidad dorsal de los ganglios, y por otra con la mayor curvatura (curva sigmoidea) del contorno superior del núcleo plexiforme con respecto al inferior.

Algunas veces los manojos centrales están bastante próximos al extremo interno de los ventrales laterales y en la continuación de éstos, por lo que parece como si aquéllos no fuesen más que una porción destacada de su extremidad interna; pero de ordinario están bastante distantes uno de otro y en ningún caso pueden ni deben confundirse, puesto que siempre son independientes entre sí.

El arco formado por los manojos ventrales es frecuentemente continuo, pero muy á menudo se halla dividido en un número variable de partes ó pequeños paquetes más ó menos distantes entre sí (figs. 36, 38 y 39, L), por entre los cuales penetran con frecuencia en la masa plexiforme las expansiones de ciertas células de los lóbulos ventrales, aun cuando de ordinario entran por la hendidura infrarradicular ó contornean el extremo interno de dichos manojos, pasando entre éstos y el impar.

Las fibras constitutivas de los manojos longitudinales ventrales proceden en gran parte de células situadas, como anteriormente hemos indicado, en los lóbulos ventrales medios y laterales y en los focos perirradiculares del mismo ganglio: otros vienen de ganglios más ó menos distantes, pasan por los cordones anterior y posterior y algunos penetran por los nervios laterales, incorporándose á dichos manojos durante trayectos más ó menos largos. Algunas fibras de esos manojos parecen terminar en los ganglios del mismo modo que sus congéneres de los otros manojos longitudinales.

A semejanza de los dorsales, los paquetes ventrales se extiende por la superficie inferior del núcleo plexiforme, formando una especie de suelo ó lecho algo incompleto, apoyado directamente sobre la hoja ventral de la cápsula interna.

Teniendo en cuenta que, tanto el manojo impar como los centrales, los dorsales y los ventrales que acabamos de describir van más ó menos completamente á formar parte de los cordones de fibras que recorren las

comisuras interganglionares, les aplicamos algunas veces el calificativo común de manojos *cordonales* ó *funiculares*, con lo cual se facilita la exposición sin aparente quebranto de la claridad y precisión del lenguaje.

En ciertos cortes transversales de los ganglios medios de la cadena es frecuente hallar hacia el centro del núcleo plexiforme de cada lado ó un poco más próximo á la raíz del nervio correspondiente la sección (figuras 40, 41, 42 y 44, *k*) de un grupo ó paquete de fibras de dirección más ó menos oblicua en sentido antero-posterior que se manifiesta por puntos y trazos de dimensiones y dirección muy variadas, muchas de las cuales aparecen entrecruzadas en distintos sentidos, formando como un pequeño plexo relativamente limitado en el seno de la gran masa fibrilar. En las figuras 40 y 42 se ve que los elementos que le forman son de muy distinta naturaleza: unos son expansiones de células de los focos ventrales; otros fibras que entran por el nervio lateral del mismo lado (figura 42), de cuyo origen nos ocuparemos más adelante, y acaso formen también parte de él algunas fibras longitudinales procedentes de los cordones comisurales ó que por ellos pasen.

Este pequeño manojo ó grupo fibrilar, en apariencia insignificante, tal vez tenga una importancia mayor de la que á primera vista pudiera imaginarse. Su situación parece corresponder exacta ó muy aproximadamente á ciertos puntos del neuropilo en que Prentiss (1) dice haber observado en el *Hirudo* sus amplias redes neurofibrilares. Nuestras preparaciones y las de Cajal (al nitrato de plata reducido) muestran en ese punto, como acabamos de indicar, un pequeño plexo que presenta cierta semejanza con los dibujos del trabajo de Prentiss, en el cual se suelen encontrar algunas bifurcaciones ó divisiones de las neurofibrillas que por allí pasan, pero nada que merezca el calificativo de red, pues nunca hemos hallado mallas poligonales cerradas. Es verdad que el sabio neurólogo dice que son muy escasas, y aun parece referirse más bien que á verdaderas redes, á alguna que otra malla aislada, lo cual es algo distinto.

En las preparaciones en que se tiñe la neuroglia suelen aparecer en ese mismo territorio ó en su proximidad algunos manojos de fibras neuróglicas, de cuyo aspecto puede juzgarse por el representado en D (figura 19).

En todos los demás territorios de la substancia plexiforme no ocupados ni por las comisuras transversas ni por los paquetes longitudinales,

(1) *Prentiss (C. W.)*: Ueber die Fibrillengitter in dem Neuropil von Hirudo und Astacus und ihre Beziehung zu sogenannten Neuronen. (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 62, 1903).

existe un plexo más ó menos tupido de fibras entrecruzadas en todos sentidos, unas muy largas y flexuosas, otras reducidas á fragmentos de muy variada dimensión y multitud de puntos correspondientes á la sección transversal de las fibras, según su dirección con respecto al plano del corte.

En el ángulo externo de cada núcleo fibrilar vense nacer las raíces de los nervios correspondientes bajo la forma de un grueso haz de fibras convergentes hacia el exterior que penetran en el estuche neurilemático para constituir el nervio periférico. Unas fibras son gruesas y se tiñen ordinariamente de negro intenso; otras son delgadas y suelen presentarse de color rojizo ó castaño y forman como un grueso núcleo cilíndrico en el interior ó en la parte inferior del paquete nervioso; otras, en fin, se reunen en manojos más ó menos gruesos que se dividen y ramifican en la substancia plexiforme, acabando por diseminarse y perderse en las distintas regiones de ésta.

No hay para qué decir que los paquetes nerviosos están formados por los elementos que salen de los ganglios para distribuirse en la periferia (elementos motores), y por los que en ellos penetran procedentes de los diferentes territorios periféricos (sensitivos).

En los cortes horizontales el número y disposición de los elementos constitutivos del núcleo plexiforme es sumamente variable y muy distinto, según la zona del ganglio que comprendan; pero reuniendo los datos que unos y otros contienen, pueden comprobarse los hallados en los cortes transversales y observar otros que en aquéllos no podían distinguirse con claridad.

En los que comprenden las zonas superiores aparecen las fibras de los manojos dorsales, elementos de las comisuras transversas y parte de algunos manojos y fibras periféricas de las que penetran en el ganglio por los nervios correspondientes. Si alcanzan las zonas medias ó inferiores, pasando por las raíces de los nervios, se suelen descubrir, más ó menos independientemente unos de otros, ya los manojos ventrales, ya el impar ó los centrales, atravesando en sentido longitudinal el núcleo fibrilar hasta salir por los cordones anteriores y posteriores, y otra multitud de elementos que forman parte de las raíces de los nervios, y de los cuales unos caminan hacia la periferia y otros llegan al ganglio procedentes de ésta (figuras 30, 32, 33 y 34).

En estos cortes, como en los transversales y sagitales, se descubren con suma facilidad, llenando todos los espacios no ocupados por las formaciones de que hemos hecho mención, y aun mezcladas con ellas, innumerables neurofibrillas entrecruzadas de muy diverso modo, originando, en las preparaciones bien teñidas, un tupido plexo en el que se

ven con suma frecuencia bifurcaciones y divisiones de dichas neurofibrillas, las cuales conservan constantemente entera independencia las unas respecto de las otras en todo el trayecto en que se las puede seguir, que á veces es sumamente largo.

Hecho este breve resumen de la conformación general de la substancia plexiforme y de la distribución de los elementos que en ella residen, daremos á continuación una reseña especial de algunos que por su importancia han merecido fijar la atención de los autores; estudio que acaso no carecerá de interés, porque aunque ha sido hecho en gran parte por neurólogos eminentes (Hermann, Retzius, Apathy, Havet, etc.), no están todos de acuerdo respecto de ciertas cuestiones de capital interés, además de que algunos hechos no parecen haber sido bien observados y otros son poco conocidos, así como por la circunstancia de que podremos agregar á los ya conocidos algunos datos útiles que respecto de estas interesantes cuestiones pone de manifiesto el método del nitrato de plata reducido, al mismo tiempo que la comprobación de algunos y rectificación de otros de los que suministra el del azul de metileno, que para este caso ofrece sin duda alguna positivas ventajas sobre los demás, por cuya razón tomaremos como punto de partida y término de comparación las imágenes por él suministradas.

Todos los elementos que integran ese complicado núcleo llamado substancia plexiforme ó fibrilar, pueden clasificarse por su origen en dos grandes grupos ó categorías: unos que nacen fuera del ganglio, ya en territorios periféricos cutáneos ó viscerales, ya en otros ganglios de la cadena, por lo que merecen el calificativo de *extrínsecos*, á diferencia de los otros que, por tener su origen en el seno mismo del ganglio en que residen, se denominan *intrínsecos*. Pero conviene tener presente que no siempre es posible determinar con absoluta precisión el origen de ciertos elementos; á veces sólo puede indicarse como probable, y aun el de algunos lo desconocemos por completo.

Por otra parte, ciertos elementos que son considerados como intrínsecos mientras permanecen en el ganglio en que nacen, forman parte de los extrínsecos de otros ganglios al transportarse á ellos, recorriendo territorios más ó menos largos por las comisuras longitudinales.

* *Elementos extrínsecos.*

Los elementos extrínsecos son sumamente numerosos y presentan gran diversidad de formas que, á ejemplo de los demás autores, agruparemos en un cierto número de tipos fundamentales que vamos á reseñar á continuación:

1.° *Fibras que atraviesan el ganglio en sentido longitudinal, pasando por los cordones ó comisuras longitudinales sin dar ramas á los nervios.*— En preparaciones hechas con el azul de metileno, principalmente en las imágenes de los ganglios vistos por el plano dorsal, obsérvanse siempre algunos de estos elementos, ordinariamente en número considerable, colocados á distancias variables del plano medio, pudiendo reunirse por este concepto en dos grupos.

Uno de ellos está formado por fibras relativamente numerosas y casi del mismo grosor (siempre bastante delgadas), que caminan constantemente por el plano medio ó muy cerca de él; unas veces aparecen completamente lisas, uniformes (*f c*, lám. II), otras están provistas de pequeños abultamientos más ó menos regulares (*f c*, lám. VI), diseminados en toda su longitud. Estas fibras centrales nunca dan ramas laterales, ni grandes ni pequeñas.

El otro grupo está constituído por fibras diseminadas, que atraviesan la substancia plexiforme á distancias variadas del plano medio, pero siempre separadas de las anteriores, formando un arco de concavidad interna tanto más acentuada cuanto más periféricas son, y suelen presentar caracteres algo distintos, dependientes quizá más bien de la marcha de la coloración que de diferencias morfológicas. Como las centrales, unas aparecen lisas y continuas (*f h*, lám. II, y *f g*, lám. III); otras muéstranse como formadas por una sucesión de granos ó finos puntitos (*f c*, lám. III), ó presentan abultamientos de trecho en trecho (*f p*, lámina III), y algunas veces originan, como ya observó Retzius, pequeñas ramitas laterales (*f p*, lám. V), si bien este carácter lo hemos hallado nosotros con escasa frecuencia.

Aunque estas fibrillas longitudinales son de ordinario delgadas, algunas veces aparecen algo ensanchadas, ofreciendo aspecto de estrechas cintas de contornos perfectamente lisos y de coloración uniforme en toda su longitud, de que pueden dar idea las *f g* (lám. III).

Este tipo de fibrillas ha sido bien estudiado por Retzius, sirviéndose del azul de metileno, y por Havet con el cromato argéntico; nosotros le hemos observado también, además del *Hirudo medicinalis*, en el *Hæmopis sanguisuga* y en la *Pontobdella muricata*, y creemos que se presentará con análogos caracteres en todos los Hirudíneos.

El nitrato de plata reducido suministra datos sumamente interesantes, no sólo respecto de la existencia y posición de este tipo de fibras, sino también respecto de su origen probable, dato al parecer completamente ignorado hasta ahora.

Las secciones horizontales de ganglios tratados por este método demuestran que las fibrillas de este tipo son numerosísimas, y aparecen en

su gran mayoría agrupadas en los manojos de que antes hemos hecho mención; las situadas cerca de la línea media constituyen el manojo impar (L, figs. 32 y 34); las laterales forman parte, ya de los manojos centrales (L, fig. 33), ya de los dorsales ó ventrales, y aun hay algunas que parecen caminar aisladas ó diseminadas por los otros territorios del núcleo fibrilar.

En cuanto á su origen, aunque no podamos comprobarlo siempre, una gran parte proceden de células situadas en otros ganglios de la cadena, puesto que al tratar de la distribución de las expansiones celulares, hemos visto muchos de sus elementos incorporarse á dichos manojos en el seno mismo de cada ganglio, saliendo de él por los cordones anteriores ó posteriores, siendo de creer que por ellos caminen, conservándose en el mismo manojo hasta que terminen en ganglios más ó menos distantes. A esos elementos se agregarán tal vez otros, procedentes de fibras consideradas como periféricas que, como luego veremos, penetran por los nervios laterales y pasan por los cordones longitudinales.

2.° *Fibras que pasan por los cordones longitudinales y por los nervios que nacen del mismo ganglio.*—Estas fibras han sido observadas por casi todos los autores que han trabajado con cualquiera de los métodos que los denuncian; pero los datos por ellos consignados manifiestan no estar de acuerdo unos con otros, tanto en lo relativo á su distribución como á su probable origen.

Retzius (1), empleando el azul de metileno, describió en cada mitad de la *Punktsubstanz* de los ganglios del *Aulastomum* y del *Hirudo* dos estrechas bandas que, entrando por una de las dos comisuras longitudinales, recorren el núcleo fibrilar en sentido antero-posterior, originan una ó dos ramas laterales, que marchan por cada uno de los nervios del mismo lado, y salen del ganglio por la comisura opuesta. Considera muy acertadamente esas bandas formadas por cierto número de fibrillas agrupadas en apretado haz, aun cuando por su aspecto podrían tomarse por gruesas fibras estriadas en el sentido de su longitud. Nunca vió esas fibras en relación con células ganglionares, por lo que desconoce su origen, aunque opina que debe buscarse en el ganglio terminal de la cadena (ganglio caudal).

Apathy (2), sirviéndose de su método del azul de metileno, ha visto en los ganglios del *Hirudo* un número considerable de fibrillas, que considera como sensitivas, agrupadas en paquetes ó manojos (ordinariamente tres), colocados á distancias un poco diferentes del plano medio, que denomina respectivamente *paralaterales*, *paramedias* y *paracentrales*,

(1) *Retzius (G.)*: Op. cit.
(2) *Apathy (St.)*: Op. cit.

cuyos elementos llegan al ganglio por los nervios, se bifurcan y salen por las dos comisuras.

Los resultados obtenidos por Havet (1) mediante el empleo del método del cromato argéntico de Golgi, presentan bastante analogía con los de Apathy. Havet identifica al sistema de fibras de que nos ocupamos (segundo sistema de Retzius) un cierto número de hacecillos (frecuentemente tres más ó menos claramente distintos), hallados en varias especies de Hirudíneos, entre los que figura el *Hirudo medicinalis*, y que considera formados por las fibrillas terminales de los cilindros-ejes de células bipolares sensitivas de la piel, los cuales llegan al ganglio por los nervios y se bifurcan en T á poco de penetrar en la substancia punteada, saliendo luego cada rama por una de las comisuras longitudinales.

Como se ve, la diferencia de criterios es bien marcada, puesto que para unos esas fibrillas estarían reducidas á dos estrechos paquetes ó bandas bastante compactas, cuyo origen, aunque desconocido, se sospecha que esté en el seno mismo de la cadena ganglionar, en cuyo caso la rama que pasa por los nervios sería de dirección centrífuga, mientras que para otros son casi siempre tres anchos manojos cuyas fibrillas, dispuestas en haz flojo, nacen de células situadas en la piel y penetran en los ganglios por los nervios, siguiendo, por tanto, un curso centrípeto enteramente opuesto, en consecuencia, al que supone la otra hipótesis.

Nuestras observaciones permiten armonizar en cierto modo esas opiniones, si no en lo que hace relación al origen de dichos elementos, al menos en lo relativo á sus caracteres morfológicos.

Examinadas en fresco ó previa fijación con el molibdato amónico las preparaciones de ganglios teñidos con el azul de metileno, cuidando de que la acción del reactivo no se prolongue demasiado para que la impregnación de las fibras no pierda en intensidad, se reconocen dentro de este tipo genérico las tres especies ó formas siguientes:

a) En cada mitad del ganglio se observan ordinariamente dos bandas, á veces una sola, en un todo análogas á las descritas por el profesor Retzius como formando su segundo sistema. Muy frecuentemente esas bandas se presentan, como el ilustre sabio afirma, con el aspecto de gruesas fibras ó estrechas bandas estriadas en las cuales es difícil distinguir la presencia de las fibrillas que las forman (láms. II y VI, *f l*; lámina III, *f l'*); mas no es raro hallarlas resueltas en fibrillas independientes que, á pesar de aparecer casi completamente aisladas unas de otras, continúan agrupadas, formando un haz paralelo poco apretado (lám. V, *f l*; láminas V y VI, *f l'*) que permite reconocer sin dificultad su identidad con la forma de bandas ó cintas que en otros ganglios presentan.

(1) *Havet (J.)*: Op. cit.

En la *Pontobdella muricata* siempre las hemos hallado en forma de haces independientes constituídos por un corto número de fibras (en general de tres á cinco), un poco más separadas entre sí que en los Gnathobdellidos (fig. 47, S, S') (1).

De cada una de esas bandas ó manojos parte constantemente en la *Pontobdella* otra semejante formada también por fibrillas, generalmente algo más separadas que las de aquéllas, sobre todo en ciertos puntos, que camina por el único nervio correspondiente á cada lado del ganglio (fig. 47). En el *Hirudo* y *Hæmopis*, de cada banda nace una ó dos ramas en un todo análogas á ellas que caminan también por los nervios del mismo lado, una por cada uno en el caso de ser dos (lám. III, *f l'*). Mas aunque esa disposición es la ordinaria y casi constante, parece presentar alguna variación, siquiera sólo sea excepcionalmente. En *f l* (lámina VI) se representa una que debe ser rara puesto que sólo la hemos observado una vez, pero que juzgamos conveniente dar á conocer. Pertenece al *Hirudo* y consiste en que de una de las bandas longitudinales nace, como de ordinario, una sola rama que se dirige á la periferia y, á cierta distancia de su origen, se divide en varios pequeños manojos que se reparten para dirigirse á los dos nervios del mismo lado del ganglio.

b) Con mucha frecuencia se ven, en los ganglios teñidos con azul de metileno y fijados con molibdato amónico, fibras de este tipo completamente independientes y separadas unas de otras, diseminadas en la substancia plexiforme (lám. II, *f g*). Presentan tal semejanza con las que forman las bandas anteriormente descritas, que nos inclinamos á creer que sean de la misma especie, aunque aparentemente difieren de ellas por no estar reunidas en paquetes, por hallarse diseminadas en todas las zonas del núcleo plexiforme y por ser en general un poco más robustas.

c) Por último, existe en todos ó casi todos los ganglios, especialmente en el *Hirudo*, un numerosísimo grupo de fibrillas que ocupa una gran extensión en la zona periférica (lám. II, *f s*). Cuando la impregnación no es perfecta aparece toda la región ocupada por ellas sembrada de multitud de puntos azules que dan á la preparación el aspecto punteado representado por Retzius en la periferia del núcleo plexiforme. Los haces que penetran por los nervios (*f s'*, *f s''*) son bastante apretados, pero luego las fibras se esparcen y alejan unas de otras formando haz flojo, y aun quizá fuese más propio decir que se diseminan, acercándose de nuevo en los extremos al salir por las comisuras longitudinales.

(1) En la *Pontobdella muricata*, cuando no ha sufrido la acción de los agentes fijadores, como sucede en las preparaciones de azul de metileno, los ganglios tienen forma alargada en sentido antero-posterior, como se ve en las figuras 47 y 50, tanto más acentuada cuanto más anteriores son.

En las preparaciones fijadas por el picrato amónico casi no es posible distinguir entre sí los elementos que corresponden á cada una de las tres variedades que acabamos de mencionar: sólo algunas veces se pueden apreciar, más bien por el sitio en que residen que por otra cosa, las estrechas bandas ó manojos de nuestra primera variedad (segundo sistema

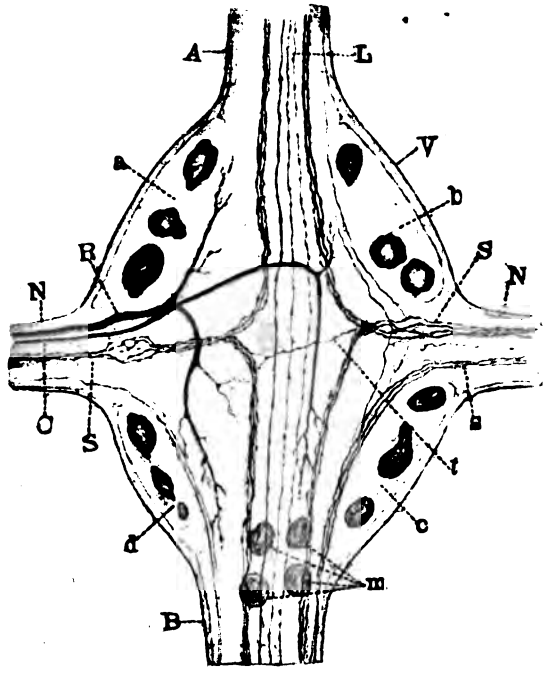


Fig. 47. — Vista, por el lado dorsal, del 5.° ganglio de la cadena ventral de la *Pontobdella muricata*, teñido con azul de metileno y fijado con molibdato amónico. (Prism. de dib. Leitz, obj. 4, long. 165 mm., red. $^1/_3$). — V, Cápsula externa del ganglio; A, Comisura longitudinal anterior; B, Idem posterior; L, Fibras longitudinales medias; N, N, Nervios; S, S, Fibras periféricas que entran en el ganglio por los nervios y salen por los cordones longitudinales; *t*, Fibrilla que pasa de uno de estos manojos al del lado opuesto; C, Manojo de fibras periféricas que viene por el nervio izquierdo y termina ramificándose en la mitad derecha del ganglio; R, Idem que termina ramificándose en la mitad izquierda; *a*, *b*, Lóbulos celulares antero-laterales; *c*, *d*, Idem postero-laterales; *m*, Lóbulo central posterior.

de Retzius), siempre vagos y confusos; mas, en general, todos los elementos de este tipo aparecen con análogos caracteres uniformemente esparcidos ó más ó menos claramente separados en tres grupos: uno interno, que corresponde á una banda de las descritas por el profesor sueco; otro medio, que corresponde al segundo manojo y á una parte de las fibrillas aisladas, y el otro externo, generalmente más numeroso, que corresponde al grupo externo (lám. II, *f s*) que acabamos de indicar.

El método de Golgi proporciona resultados bastante semejantes á los del azul de metileno con fijación por el picrato amónico, por cuya causa puede explicarse, á nuestro modo de ver, la analogía entre los datos consignados por Apathy y Havet.

El nitrato de plata suministra igualmente resultados parecidos á estos dos últimos: aparecen á diferentes alturas del núcleo plexiforme multitud de neurofibrillas, ordinariamente teñidas de color rojizo ó castaño claro, algunas veces casi negro, delgadas y de calibre bastante uniforme, que penetran por el nervio ó nervios laterales y se dividen en dos ramas que toman direcciones opuestas, una hacia la comisura anterior, la otra hacia la posterior, por las cuales pasan formando parte de los cordones longitudinales. Frecuentemente se observan varias agrupaciones que recuerdan los tres manojos señalados por los autores que se han servido de los otros métodos. Estas fibras no forman parte, al parecer, del manojo impar y son muy escasas, si no es que faltan también por completo en los centrales, hallándose principalmente distribuídas en los manojos dorsales y ventrales, y en las regiones medias de la substancia plexiforme.

En cuanto al origen de estas fibras, parece completamente fuera de duda que proceden de la periferia y no de otros núcleos ganglionares de la cadena ventral. Lenhossek (1) ha demostrado en el *Lumbricus agricola*, y Havet en ésta y otras especies de anélidos, que las prolongaciones profundas ó cilindraxiles de las células sensitivas de la piel se agrupan en manojos que desde el espacio comprendido entre los dos capas musculares tegumentarias se dirigen por los nervios hacia las ganglios, en los cuales penetran, dividiéndose en T, cuyas dos ramas salen por las comisuras ó cordones anterior y posterior respectivamente. No parece, pues, haber lugar á duda de que éste sea el origen, cuando menos, de una gran parte de esos elementos.

3.° *En este tipo comprendemos las fibras que pasan por uno de los cordones longitudinales y por un nervio, dando una rama que termina en el mismo ganglio.*—Este grupo corresponde exactamente al quinto sistema de fibras descrito por Retzius, y su origen no está aún bien determinado. Este sabio neurólogo cree que, ó son expansiones de células ganglionares situadas en otros ganglios de la cadena, ó proceden de células periféricas. Havet se inclina á creer que su verdadero origen sea este último, en cuyo caso formarían parte de nuestro tipo segundo, en el cual se halla comprendido el segundo sistema de Retzius, al que el Dr. Havet las refiere.

(1) *Lenhossek* (*M. von*): Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. (*Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 39, 1892).

Por nuestra parte no podemos decidirnos por ninguna de las dos hipótesis, al parecer igualmente racionales. Tanto con el azul de metileno como con el nitrato de plata, hemos visto ciertas células cuyas expansiones principales marchan por las comisuras ó cordones longitudinales sin dar ramas á los nervios del mismo ganglio, ó dando solamente una, y bien pudiera suceder que, al llegar á otros más ó menos distantes, salgan por uno de los nervios para encaminarse á los territorios periféricos en que deben distribuirse, dando antes una rama terminal en este último ganglio. Mas, por otra parte, nada parece oponerse á admitir que, como supone Havet, sean fibras sensitivas, una de cuyas ramas de bifurcación termina en el ganglio, mientras la otra continúa su curso por uno de los dos cordones longitudinales, acaso para terminar á su vez en otro ganglio de la cadena. Tal vez procedan de ese doble origen.

En preparaciones hechas con el azul de metileno y fijadas por el molibdato amónico se observan con frecuencia fibrillas de este tipo, que presentan algunas diferencias ó variaciones, ciertamente poco importantes al parecer. En la lám. III se halla representada una de esas fibras con sus tres ramas características, una de las cuales (*r e*) pasa por la comisura longitudinal anterior; otra (*r s*) por el nervio posterior del mismo lado, y la tercera, que termina ramificándose en el extremo posterior de la substancia plexiforme. En la lám. V se ven dos disposiciones análogas: en una de ellas la rama longitudinal (*r e*) pasa por la comisura anterior y la otra (*r s*) por el nervio anterior del mismo lado, y en la segunda disposición las dos ramas que salen lo hacen por la comisura posterior (*r e'*) y por el nervio posterior (*r s'*) del mismo lado, dando una y otra la rama terminal, que origina en su curso pequeñas ramitas laterales. Estas ramitas son algunas veces más largas y terminan ordinariamente en pequeños abultamientos ó botones, como se observa en *f r''* (lámina VI), que es la rama terminal de una fibra que pasa por el cordón posterior (*f r*) y por el nervio posterior izquierdo (*f r'*).

Con el nitrato de plata se observan frecuentemente disposiciones que pueden referirse á este tipo morfológico; muchas neurofibrillas, generalmente robustas, pasan por uno de los cordones longitudinales y por un nervio lateral, dando en el seno del ganglio una rama que se encamina hacia el centro de la substancia plexiforme, se adelgaza, palidece y se pierde, sin que sea fácil determinar si efectivamente termina allí donde deja de verse ó si continúa más adelante.

4.° Otro tipo está formado de *fibras que entran en el ganglio por uno de los cordones ó comisuras longitudinales y terminan en el núcleo plexiforme.* Comprende un cierto número de fibrillas, generalmente poco abundantes, sin duda porque no se tiñen con claridad, que en nuestras

preparaciones parecen presentar sólo dos variedades. Una de ellas (lámina III, *f t*) está representada por fibras que penetran en el ganglio por uno de los cordones (el posterior en este caso), se encamina hacia el polo opuesto del ganglio y allí termina por cortas ramas, algunas veces provistas de pequeños abultamientos. Otra disposición más rara todavía, es la representada en *f o* (lám. II); una fibra bastante delgada llega al ganglio por el cordón anterior, camina hacia atrás, y cerca del centro se divide en dos ramas, una de las cuales (*f o''*) continúa su camino en sentido antero-posterior y termina cerca del extremo posterior del núcleo plexiforme en el mismo lado (izquierdo), mientras la otra sigue primero un curso transversal, atraviesa la línea media, se encorva hacia atrás y allí termina por pequeños abultamientos.

Como Retzius y Havet, creemos que estas fibrillas pueden ser terminaciones de expansiones de células que residen en otros ganglios de la cadena ventral; pero no debe olvidarse que también pueden ser terminaciones de las ramas de bifurcación de los cilindros-ejes de las células periféricas, que hemos estudiado en nuestro segundo tipo. Esta segunda hipótesis nos parece bastante probable, puesto que es de suponer que las expansiones procedentes de células sensitivas terminen en los centros nerviosos, á los que han de conducir los estímulos de los agentes exteriores; y como hasta ahora no conocemos de manera más precisa otros modos de terminación, no hay motivo suficiente para pensar que no puede ser éste uno de ellos.

5.° El último tipo de los que hemos convenido en llamar elementos extrínsecos, que corresponde al sexto sistema de fibras descrito por Retzius en el *Hirudo* y *Aulastomum*, *está constituído por cierto número de gruesos troncos que por los nervios laterales penetran en los ganglios, en los cuales se distribuyen de diverso modo.*

La morfología y distribución de estos elementos han sido tan perfectamente descritas y representadas por el sabio profesor de Stockolmo, que apenas si habría que aducir ni un solo dato nuevo sobre este asunto; por consiguiente, nos limitaremos á hacer las indicaciones precisas para poder comparar los datos obtenidos por el método del azul de metileno, con los suministrados por el nitrato de plata reducido que respecto de esta cuestión particular ofrecen, á nuestro juicio, bastante interés.

En lo que concierne á su estructura, este último método demuestra que esos gruesos troncos no están formados por una sola fibra, generalmente muy robusta, que se ramifica más ó menos profusamente hasta la terminación definitiva, sino que están constituídos por un verdadero manojo ó haz muy apretado de neurofibrillas independientes, que se separan en otros manojos cada vez más pequeños para formar ramas, diseminándose

así sucesivamente hasta quedar reducidos los últimos ramitos á una sola ó á muy pocas neurofibrillas.

Dos grupos de elementos, bien distintos por su distribución, abarca este tipo, como observaron Biedermann (1), Retzius y otros, unos que cruzan la línea media y terminan en la mitad del ganglio opuesto á aquella por donde penetraron, y otros que permanecen constantemente en la misma mitad.

a) Los primeros comprenden siempre, en las especies que hemos estudiado, un manojo para cada nervio periférico; así es que su número total varía con el de los nervios que nacen de cada ganglio: en el *Hirudo*, *Hæmopis*, *Limnatis*, etc., hay dos pares de manojos, mientras en la *Pontobdella* no existe más que uno.

En el *Hirudo* (que tomamos como tipo de los Gnathobdellidos), los dos pares de manojos son un poco diferentes, aunque constituídos bajo el mismo tipo fundamental. En el anterior (lám. I, *f a*, *f a'*), que es un poco más delgado que el posterior, cada manojo penetra por el nervio anterior, da algunas ramas, generalmente pequeñas, que se dirigen unas hacia adelante y otras hacia atrás, continúa formando un arco de concavidad posterior, y atraviesa la línea media, cruzándose con su homólogo del lado opuesto, en la región del ganglio correspondiente á la comisura transversa anterior. Poco después de cruzar el plano medio se encorva hacia atrás, caminando luego en dirección longitudinal y paralelamente á la línea media, hasta muy cerca de la extremidad posterior de la substancia plexiforme, en que terminan por unos abultamientos ó botones, ordinariamente piriformes. En el punto en que, después de haber cruzado la línea media se encorvan para dirigirse hacia atrás, cada manojo origina una rama, relativamente grande, que se dirige hacia adelante, camina también paralelamente á la línea media y termina, después de haber dado algunos cortos ramitos, en la extremidad anterior de la la substancia plexiforme, de análoga manera que la posterior.

Los manojos posteriores (*fb*, *fb'*, lám. I), un poco más gruesos que los otros, llegan por los nervios posteriores; apenas penetran en el núcleo fibrilar dan una rama pequeña hacia atrás, luego otra más considerable que se encamina hacia adelante y adentro y algunas otras muy pequeñas que terminan en la misma mitad del ganglio, generalmente por abultamientos más ó menos marcados. La rama principal continúa su curso en sentido transverso describiendo un arco cóncavo hacia adelante, cruza la línea media en la región de la comisura transversa co-

(1) *Biedermann (W.)*: Uber den ursprung und die Endigungeweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Thiere (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissen schfat, Bd. 25, 1891), citado por Retzius.

rrespondiente, y doblándose como la anterior, pero en sentido inverso, se dirige hacia adelante paralelamente á la línea media, colocándose entre ésta y la rama posterior del manojo anterior; al pasar la decusación anterior se dirige un poco hacia fuera, cruza la rama anterior del manojo anterior correspondiente, colocándose por fuera de ésta, y termina aproximadamente al mismo nivel, por un botón relativamente grueso. Como los manojos anteriores, los posteriores dan, al cambiar de dirección después de cruzar la línea media, una pequeña rama que se dirige hacia atrás, camina paralelamente á la línea media, dando pequeñas ramitas, se coloca entre ésta y la rama correspondiente del manojo anterior y termina á poca distancia de ésta por abultamientos ó bolitas.

Cuando se tiene la suerte de comprimir los ganglios de modo uniforme y bien horizontalmente, puede conservarse la disposición normal ó casi normal de estos curiosos manojos, como en el ganglio de donde tomamos nuestra lámina I, en que estaban perfectamente teñidos los cuatro manojos, cuya disposición y relaciones hemos procurado copiar con la mayor exactitud posible; pero si la compresión es desigual, como frecuentemente sucede, aparecen desplazamientos y deformaciones algunas veces tan acentuados que, si no se está prevenido contra esta causa, se puede incurrir en error. Así en la lámina II hemos representado el manojo posterior izquierdo (*fb'*), el cual aparece formando un arco inverso del que adopta en las condiciones normales.

Este desplazamiento, que obedece á la compresión oblicua del ganglio, depende de que esos paquetes no están situados en un plano horizontal, sino que á medida que avanzan se elevan hacia la región dorsal, formando un doble arco, como se demuestra en los cortes transversales de piezas tratadas por el nitrato de plata reducido.

En efecto; en la fig. 48 se ven dos gruesos manojos de fibras: uno en la mitad derecha (*b*) y otro en la izquierda (*b'*) del núcleo plexiforme. Son los manojos cruzados correspondientes al par posterior de un ganglio medio del *Homopis sanguisuga*, que se dirigen transversalmente adentro y arriba, se cruzan en la línea media (*c*), se encorvan hacia arriba al mismo tiempo que se dirigen adelante y se colocan cerca del extremo interno del gran paquete cordonal dorsal de fibras longitudinales, por el cual corre paralelamente al plano medio á los lados del seno dorsal. Esta última porción de su trayecto sólo puede estudiarse en las vistas ó cortes horizontales; mas por regla general en los transversales no puede observarse simultáneamente más que una porción relativamente limitada del curso de esos manojos. Cuando los cortes pasan al nivel de los nervios, comprenden las primeras porciones de dichos haces con el origen de algunas de sus principales ramas, alcanzando á veces hasta bas-

tante cerca de la línea media (*r'*, fig. 37), pero nunca los manojos completos (desde su entrada en el ganglio hasta el cruzamiento en la línea media), por causa del encorvamiento que presentan en la proyección horizontal. En algunas secciones se ve al mismo tiempo la parte inicial de los manojos y una porción más ó menos importante en la región del entrecruzamiento (fig. 43).

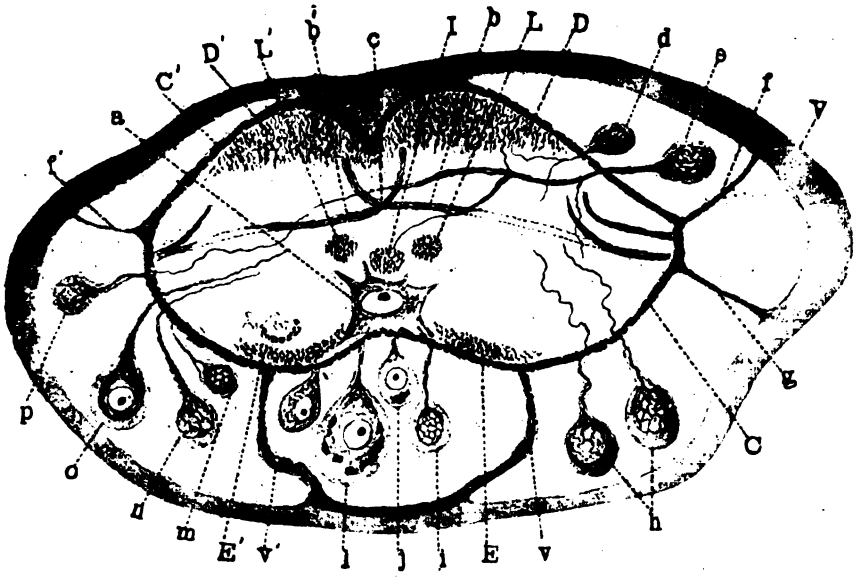


Fig. 48.— Corte transversal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga* pasando entre los dos pares de nervios. — V, Cápsula externa; C, C', Cápsula interna; D, D', Manojos dorsales de fibras longitudinales; E, E', Idem ventrales; I, Idem impar; L, L', Idem centrales; *a*, Célula estrellada; *b*, *b'*, Manojos de fibras que penetran por los nervios y cruzan (*c*) la línea media del ganglio; *d*, *e*, Células del foco dorsal derecho; *f*, *f'*, *g*, Tabiques conjuntivos laterales; *h*, Células del foco lateral derecho; *i*, *j*, *l*, Idem del ventral medio; *m*, *n*, *o*, *p*, Idem del lateral izquierdo; *v*, *v'*, Tabiques ventrales.

También se puede determinar de un modo preciso la posición de esos paquetes en cortes horizontales de preparaciones hechas con el nitrato de plata reducido, á condición de que sean seriadas, porque en uno sólo, aunque sea todo lo grueso que la posible observación tolera, nunca pueden estar contenidos los manojos completos, puesto que, como hemos visto en los cortes transversales, distan mucho de estar situados en un plano horizontal. Sin embargo alguna vez, aunque no sea con mucha frecuencia, suelen obtenerse secciones, como la representada en la fig. 49, en que está contenido casi por completo el par anterior (*t*, *t'*), desde su entrada por los nervios correspondientes (sobre todo en el lado derecho), hasta un poco después de efectuado el cruzamiento en la línea media;

además se ve una parte importante del manojo posterior del lado derecho, siguiendo dirección casi paralela al anterior, análogamente á lo que se observa con el azul de metileno.

En la *Pontobdella*, en que de cada ganglio no nace más que un par de nervios, no hay tampoco más que un par de manojos de fibras cruzadas del tipo que venimos estudiando. Este único par corresponde al anterior de los Gnathobdellidos, puesto que, como se ve en la figura 50, sus elementos, después de penetrar en el ganglio por el nervio correspondiente, se dirigen adelante y adentro, cruzan la línea media, encorvándose rápidamente hacia atrás, y continúan su camino en sentido antero-posterior, paralelamente al plano medio, hasta la proximidad del extremo posterior de la substancia plexiforme, en que parece terminar de análoga manera que en *Hirudo* y *Hæmopis*, aunque este último dato no aparece claro en nuestras preparaciones de esta especie, porque en general la acción de la substancia colorante fué un poco corta, por cuya causa han quedado las terminaciones pálidamente teñidas.

En el punto en que, después de cruzar la línea media, se encorvan los manojos para dirigirse hacia atrás, dan origen, como en las otras especies, á una rama importante que se dirige á la parte anterior, cuyos caracteres y distribución son muy semejantes á los que presenta en los demás Hirudíneos.

En este grupo incluímos también la disposición que aparece representada (lám. VII, *f a*, *f a'*). Aunque en realidad no hemos podido comprobar su paso por los nervios laterales, todo induce á pensar que se trata de dos fibras correspondientes á los manojos cruzados que se ramifican y terminan en la mitad del ganglio opuesta á aquella por donde habían entrado. En la rama posterior del lado derecho no se ve la terminación como en las otras y, por tanto, no puede asegurarse si efectivamente termina allí ó continúa más adelante; pero es de creer que en esta mitad se reproduzca la disposición de modo análogo que en la izquierda.

Aunque con estructura y caracteres muy distintos del tipo general, debemos incluir en este grupo una curiosa disposición (lám. III, *r t*) que debe ser rara, porque la hemos hallado pocas veces y presenta algunas variaciones en cuanto al curso y distribución. Una fibrilla delgada penetra en el ganglio por el nervio posterior izquierdo, se dirige en sentido transversal, describiendo alguna ligera curva, hacia la mitad opuesta del núcleo plexiforme, y cuando llega aproximadamente al medio de ésta, frente al nervio posterior, se encorva hacia atrás y termina, dando algunas pequeñas ramas, cerca del extremo posterior de dicha substancia, en la proximidad del foco celular posterior derecho.

b) El segundo grupo de elementos del quinto tipo de fibras extrínse-

cas está constituído por manojos análogos á los precedentes, con frecuencia algo más robustos, que se ramifican profusamente, conservándose por completo en la misma mitad del ganglio por donde en él penetraron.

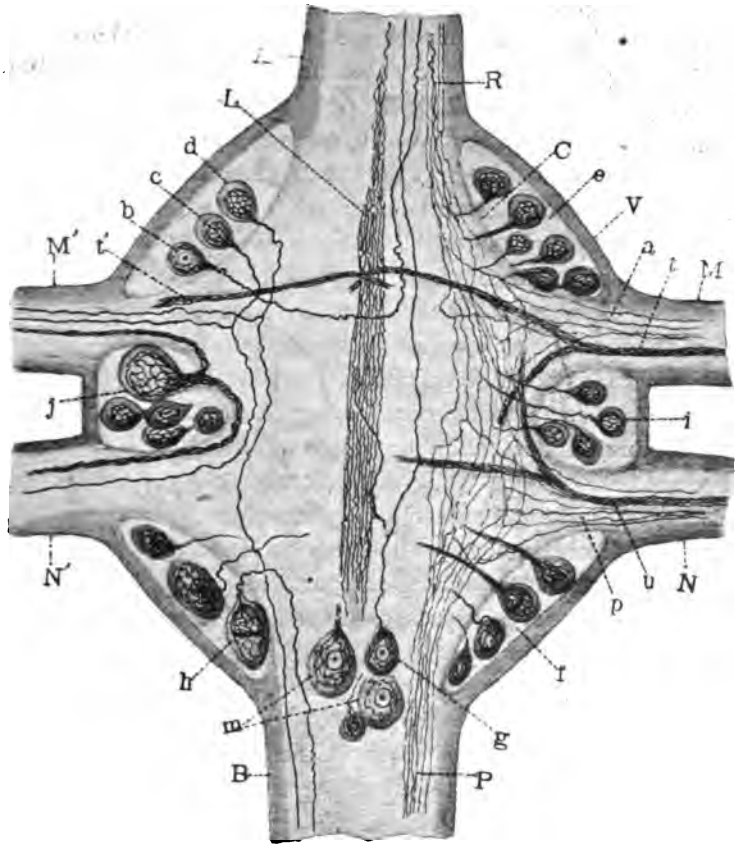


Fig. 49.—Corte horizontal de un ganglio medio del *Hæmopis sanguisuga*.—V, Cápsula externa; C, Idem interna; A, Cordón longitudinal anterior; B, Idem posterior; M, M', Nervios anteriores con las fibras independientes (*a*) y los manojos (*t*, *t'*), que por ellos pasan; N, N', Idem posteriores con las fibras (*p*) y manojos (*u*) que los recorren; *b*, *c*, *d*, Células del foco antero-lateral izquierdo; *e*, Idem del derecho; *i*, *j*, Idem de los laterales medios ó interradiculares; *f*, Idem del postero-lateral derecho; *h*, Idem del izquierdo; *g*, *m*, Idem del central posterior; L, Manojo longitudinal impar; R, P, Fibras cordonales anteriores y posteriores.

Estos elementos, tan bien estudiados por Retzius como los precedentes, presentan bastante variedad, aunque ofreciendo constantemente un plan semejante de conformación.

Por regla general, al entrar en el ganglio se dividen en dos grandes ramas (lám. III, *fc'*, *fd*) que se dirigen describiendo curvas suaves, una

á la parte anterior y otra á la posterior de la substancia plexiforme: algunas dan otra tercera rama que se distribuye por el espacio intermedio entre las otras dos. Todas esas ramas se dividen y subdividen en multitud de ramitos que terminan en los distintos territorios de núcleo fibrilar por pequeños abultamientos más ó menos redondeados.

Las ramas terminales se comportan de muy diverso modo. Unas terminan cerca de los extremos de la substancia plexiforme, como la posterior del manojo *fc'* (lám. III), y la *fd* (lám. IV), que termina por un grueso abultamiento (*n*); otras veces, después de haber dado todas sus ramas, quedando reducida á una fibrilla delgada, se une á los elementos cordonales y con ellos sale por la comisura longitudinal correspondiente (rama anterior de *fc'* y las dos de *fd* lám. III).

En ciertos casos, la división y distribución de las ramas es menos regular; el manojo principal camina á través de la substancia puntiforme describiendo curvas complejas, en parte al menos atribuíbles á desplazamientos provocados por la compresión (lám. IV, *fd*), dando ramas relativamente pequeñas en todos sentidos, y terminando ordinariamente en el seno del ganglio por abultamientos ó botones piriformes, á veces bastante gruesos (*n*).

De idéntica naturaleza son, sin duda alguna, ciertos manojos ó gruesas fibras que penetran también por los nervios laterales y se ramifican de modo algo semejante á los anteriores; pero sus ramas, mucho menos numerosas, son ordinariamente gruesas, á modo de cintas ó bandas estrechas; no dan ramitas laterales ni terminan por abultamientos, sino por puntas ligeramente afiladas (lám. V, *fc'*, *fd'*). Probablemente corresponden al sistema representado por Retzius en *pf*[4] (figs. 1 y 2 de su Taf. VI), y estarán también constituídas por neurofibrillas independientes encerradas, como las de aquéllos, en un estuche que se tiñe por el azul de metileno y el cromato de plata.

En la *Pontobdella muricata* los manojos correspondientes á este segundo grupo de fibras parecen más escasos que en los Gnathobdellidos; á juzgar por nuestras preparaciones, por cada nervio penetra solamente uno, que á su entrada en el ganglio se divide generalmente en dos ramas, rara vez en tres, dirigidas respectivamente atrás, adelante y al medio del neuropilo (fig. 50). Cuando hay tres, la anterior y la posterior son mucho más grandes y robustas que la media; todas producen un cierto número de ramas laterales, y parecen terminar en el seno mismo del ganglio, de modo análogo á como lo hacen en las otras especies, si bien hemos de advertir que, como ya dijimos al tratar del grupo precedente, no hemos logrado teñir en esta especie las terminaciones de las fibras con bastante claridad.

El método de Cajal suministra respecto de este grupo de fibras nerviosas datos tan interesantes como respecto del anterior, del que, á nuestro juicio, no difiere más que por detalles de su distribución topográfica, hasta tal punto que, á no ser por este carácter, sería difícil poder distinguir unos de otros.

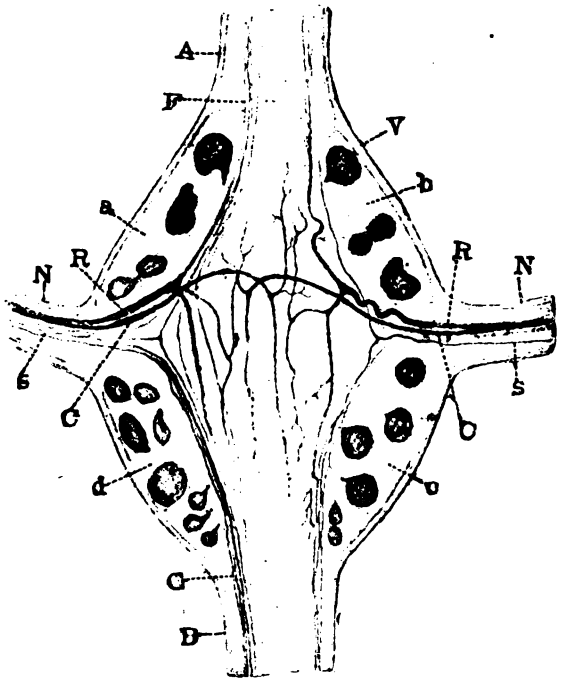


Fig. 50. — Vista por el lado dorsal del 4.° ganglio de cadena ventral de la *Pontobdella muricata* teñido con azul de metileno y fijado con molibdato amónico. (Pris. de dib. Leitz, obj. 4, long. 165 mm. red. $^1/_3$). — V, Cápsula externa del ganglio; A, B, Comisuras longitudinales anterior y posterior con las fibras (F, G) que por ellas pasan; C, C, Manojos de fibras periféricas que entran por los nervios y terminan ramificándose en la mitad opuesta del ganglio; R, R, Idem que terminan ramificándose en la misma mitad; *s*, *s*, Idem que salen por las comisuras longitudinales; *a*, *b*, Lóbulos celulares antero-laterales; *c*, *d*, Idem postero-laterales.

Si nos fijamos en una de nuestras figuras, la 51, por ejemplo, que representa un corte horizontal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*, podremos observar que, por cada uno de los nervios del lado derecho, penetran dos manojos formados por numerosas fibrillas reunidas en apretado haz. Los cuatro pertenecen al tipo morfológico de que venimos ocupándonos, pero sólo los dos del nervio anterior (*r* y *t*), y el primero del posterior (*u*) pertenecen al segundo grupo; el posterior del segundo nervio (*v*) cruza la línea media, y, por tanto, pertenece al grupo precedente. En otras varias de nuestras figuras (en las cuales están seña-

ladas con las letras *r*, *s*, *t*, *u*, *v*), pueden verse las disposiciones que más generalmente ofrecen.

Concretándonos á los del segundo grupo, es decir, á los que no pasan al lado opuesto del ganglio, veremos que de los manojos principales ó primitivos van destacándose otros más pequeños para formar las ramas, que las de éstos se separan á su vez para constituir otras más delgadas, y así sucesivamente, quedando al fin las neurofibrillas sueltas, las cuales, á mayor ó menor distancia, se adelgazan considerablemente, palidecen y acaban por perderse como si allí terminasen por adelgazamiento.

Este resultado depende de que el nitrato de plata no tiñe el estuche ó vaina que envuelve á esos manojos y, en general, á las fibrillas nerviosas, como lo hacen el cromato de plata y el azul de metileno, y por eso aquél permite distinguir con entera claridad manojos de neurofibrillas, donde éstos sólo mostraban gruesos troncos macizos.

Gracias á esa propiedad, se pueden poner de manifiesto disposiciones que aquellos métodos no podían revelar. Así, por ejemplo, en la figura 51 se ve que el manojo posterior (*t*) de los del nervio anterior, se ha dividido en varias ramas, de las cuales se ven dos, una dirigida adelante y la otra hacia atrás: aquélla se distribuye del modo ordinario, mientras la posterior describe un gran arco de concavidad externa, encaminándose primero atrás y luego adelante ya reducida á una sola neurofibrilla robusta, la cual fué seccionada al nivel de la parte media del foco anterior derecho de células ganglionares: hacia el medio del ganglio esa neurofibrilla se divide (*k*), originando una rama del mismo grosor, la cual se dirige hacia la parte posterior del ganglio y sale por el cordón ó comisura longitudinal.

En la figura 42, que es un corte transversal de un ganglio del *Hirudo*, existen en el nervio anterior tres gruesos manojos, de los cuales el superior (*r'*) parece ser cruzado y los dos inferiores (*s'*, *t'*) homolaterales: se ve que todos ellos envían ramas á diferentes planos de la substancia plexiforme y que en cada uno de los segundos se dirige una de esas ramas (ambas unifibrilares) al pequeño manojo longitudinal accesorio (*o*), caminando luego en dirección longitudinal, en cuyo curso darán á veces ramos de bifurcación análogos á los que indicamos en el corte horizontal antes aludido.

Así podríamos describir infinitas disposiciones anatómicas más ó menos curiosas é interesantes, que el indicado método pone de manifiesto; pero lo expuesto nos parece suficiente para dar á conocer, en unión de los datos suministrados por el azul de metileno, los caracteres morfológicos y estructurales de los manojos de fibras de que venimos ocupándonos.

Pero ¿cuál es el origen y significación de estas fibras ó monojos de fibras? Esta importante cuestión está todavía rodeada de la mayor obscuridad. Retzius y Havet, después de hacer muy atinadas y juiciosas observaciones encaminadas á demostrar que su origen no está en el seno

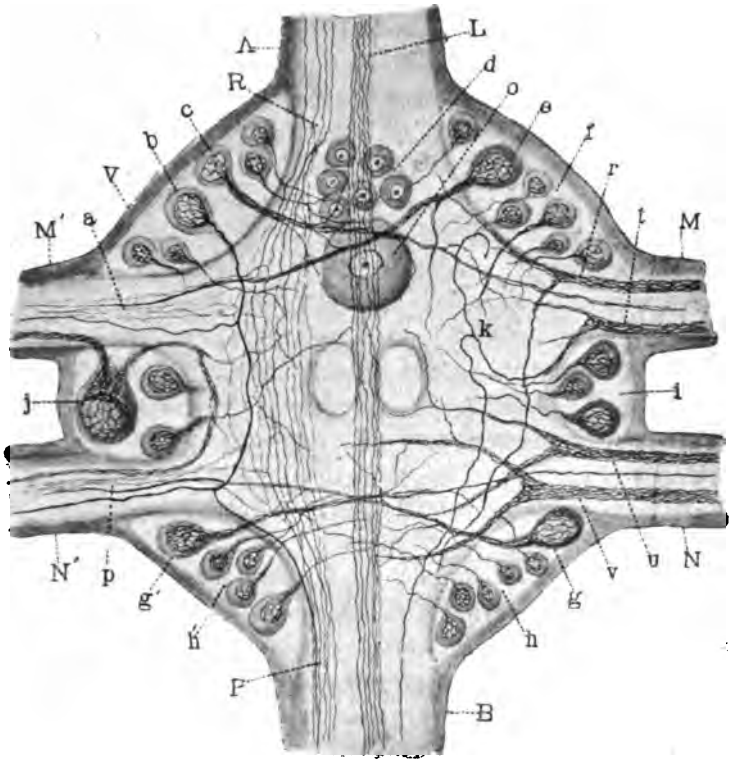


Fig. 51. — Corte horizontal de un ganglio medio del *Hirudo medicinalis*. — V, Cápsula externa; A, Cordón ó comisura longitudinal anterior; B, Idem posterior; M, M', Nervios anteriores; N, N', Idem posteriores; *a*, Fibras del nervio anterior; *p*, Idem del posterior; *b*, *c*, *e*, *f*, Células de los focos antero-laterales; *i*, *j*, Idem de los laterales medios ó interradiculares; *g*, *h*; *g'*, *h'*, Idem postero-laterales; *d*, Grupo central anterior; *o*, Gran célula del lóbulo ventral medio anterior situada en la línea media; L, Fibras del manojo cordonal impar; R, Idem del íd. lateral anterior; P, Idem del posterior; *r*, *t*, Manojos de fibras que pasan por el nervio anterior; *k*, Bifurcación de una fibra de estos manojos; *u*, *v*, Manojos de fibras que pasan por el nervio posterior.

de los ganglios de la cadena, emiten opiniones un poco diferentes respecto de su procedencia extraganglionar. Retzius piensa que pueden ser expansiones de las células halladas por Hermann en el curso de los nervios periféricos, y Havet, teniendo en cuenta su gran volumen, opina que las células de donde proceden deben estar muy cerca del ganglio, y supone que acaso procedan de las células de Leydig, gruesos corpúsculos

con expansiones múltiples, situados inmediatamente por fuera del ganglio, entre los nervios anterior y posterior.

Aunque muy racionales y bien fundadas, las opiniones emitidas por los dos eminentes sabios, no nos parecen enteramente aceptables. Desde luego estamos absolutamente de acuerdo con ellos en lo relativo á creer que no proceden de células situadas en los ganglios de la cadena, sino que vienen del exterior; pero á nuestro modo de ver, no proceden ni de las células de Hermann ni de las de Leydig.

Las numerosas preparaciones que poseemos hechas mediante el empleo del nitrato de plata reducido, en que se encuentran perfectamente impregnadas células nerviosas, ya aisladas, ya reunidas en grupos más ó menos numerosos en el trayecto de los nervios periféricos, y que, según todas las apariencias, deben corresponder á las células de Hermann, permiten observar con facilidad que sus expansiones no pueden ser aquellos gruesos manojos de fibrillas, puesto que las que de ellas nacen ó son monofibrilares ó están formadas por muy escaso número de neurofibrillas, casi siempre delgadas y que nunca hemos visto adoptar la forma de haz ó paquete que aquéllas presentan. Las expansiones de esas células, si tienen alguna representación en el tipo de que venimos ocupándonos, podrá ser la que aparece en *rt* (lám. III) y otras análogas, pero no los gruesos manojos.

Y en cuanto á que procedan de corpúsculos situados en la proximidad de los ganglios, entre las raíces de los nervios laterales, nos parece hipótesis aún menos probable. Esos manojos de fibras dimanan evidentemente de territorios más lejanos. Las gruesas células nerviosas situadas en los focos interradiculares que hemos representado en varias de nuestras figuras, originan expansiones gruesas, multifibrilares y en forma de paquetes semejantes á aquéllos, aunque ordinariamente algo más delgados; pero estos elementos no pueden confundirse con aquéllos, de los cuales son á todas luces diferentes. Y, por otra parte, no hemos hallado ni tenemos noticia de que otros hayan observado con seguridad células nerviosas situadas fuera y en la proximidad de los ganglios, inclinándonos á creer que la representada por Havet en su fig. 48 (L) es una de las gruesas células del foco interradicular de que acabamos de hacer mención.

Nos parece más lógico creer que esos manojos son agrupaciones de fibras periféricas procedentes de células sensitivas ó sensoriales, distribuídas en los distintos territorios del cuerpo del animal que, reuniéndose á mayor ó menor distancia de su origen (como lo hacen las estudiadas en nuestro segundo tipo consideradas por todos como fibras sensitivas), en haces de cierto grosor, se incorporan á los elementos constitutivos de los nervios periféricos y por ellos caminan hasta penetrar en los ganglios en

que terminan. En esta hipótesis se podría suponer que las expansiones cilindraxiles de las células sensitivas (periféricas) constituyen un solo sistema, en el que se distinguen dos clases de elementos, unos destinados á establecer relaciones escalonadas con varios ganglios de la cadena (tipo segundo), y otros destinados á establecerlas, en particular con los que residen en el ganglio por cuyos nervios penetran (tipo quinto).

** *Elementos intrínsecos.*

Bajo esta denominación comprendemos un conjunto heterogéneo de elementos y disposiciones, entre los cuales hay algunos que probablemente no tienen su origen en el ganglio mismo en que residen, y que tal vez no son de naturaleza nerviosa; pero creemos pertinente estudiarlos aquí, haciendo, naturalmente, las salvedades y reservas que sean del caso, para evitar en cuanto sea posible cualquier motivo de confusión ó error.

La inmensa mayoría de los elementos genuínamente intrínsecos constitutivos de la substancia plexiforme, están formados por una parte de las expansiones de las células nerviosas residentes en los ganglios y sus ramificaciones. Mas como de unas y otras nos hemos ocupado ya en lugar oportuno, no creemos necesario insistir de nuevo sobre su origen, caracteres y distribución.

Allí hemos visto que la expansión principal ó cilindraxil, después de recorrer un camino más ó menos largo y flexuoso, abandona el ganglio, ya para encaminarse por los nervios á los territorios periféricos, ya para transportarse á otros centros ganglionares de la cadena, situados delante ó detrás de aquel de donde proceden. No falta, sin embargo, quien crea en la existencia de células cuyas expansiones no salen del ganglio en que aquéllas residen, sino que se ramifican y terminan en él, y por consiguiente constituirían el prototipo de los elementos intrínsecos; mas nosotros, como en otro lugar hemos indicado, nunca hemos podido comprobar semejante hecho con ninguno de los métodos empleados.

Pero no sucede lo mismo con las ramificaciones de la expansión principal. Estas, que acaso puedan considerarse como equivalentes de las prolongaciones dendríticas, parecen destinadas á permanecer en el ganglio mismo, en cuya substancia plexiforme se las ve terminar con suma frecuencia, al menos en las preparaciones hechas con el método de Golgi, que ofrece para esta cuestión grandes ventajas sobre todos los demás, y con el del azul de metileno, que también permite observar, á veces con entera claridad, los cabos terminales de dichos elementos. Con uno y otro método dichos cabos aparecen en general terminados por

abultamientos ó bolitas esféricas ó piriformes; con el nitrato de plata, por el contrario, se adelgazan y palidecen de tal manera que se pierden entre los elementos ambientes, no siendo posible determinar el punto preciso en que terminan.

Y ya que hemos indicado, siquiera haya sido de un modo incidental, los abultamientos ó botones terminales de los elementos tanto periféricos como centrales de la substancia plexiforme en las preparaciones teñidas con el azul de metileno, acaso no carezca de interés indicar que la presencia de tales abultamientos no significa necesariamente la existencia en aquel punto de una terminación; sucede, por el contrario, que semejantes abultamientos existen también, con caracteres muy semejantes, en los puntos de bifurcación de las fibras y en los de cruzamiento de dos ó más, fenómeno conocido de todos los que se han servido de ese método, y sobre el que ha insistido Cajal para explicar ciertas disposiciones que no habían sido bien interpretadas. De esto depende el hecho, muy frecuente y fácil de observar en preparaciones hechas con este método, sobre todo si la impregnación no ha sido perfecta, de presentar más ó menos grandes territorios sembrados de multitud de puntitos de color azul intenso, de los que parten ordinariamente tres ó cuatro fibrillas delgadas, á veces verdaderamente sutiles, que dan á la masa aspecto parecido al que se representa en la mitad izquierda de nuestra lámina IV.

Las delgadas hebras que de esos puntos nacen, suelen perderse con frecuencia á muy corta distancia del punto donde parecen tener su origen; pero muchas veces se las puede seguir en más ó menos largo trayecto, en el cual se hallan otros puntos ó abultamientos semejantes de los que á su vez parten fibrillas; y como durante ese camino se cruzan en muy diversas direcciones con otras análogas, á primera vista podría creerse en la existencia de una verdadera red, cuyos nudos fuesen esos abultamientos; mas si se procura seguir con insistencia y cuidado su curso y relaciones, no tarda en observarse que muchas fibrillas se pierden en seguida, otras continúan su camino pasando al lado de sus congéneres sin alcanzarlas y se ve que, en general, no hay verdaderas mallas cerradas. Alguna vez, sin embargo, se ven, como sucede en *n* (lám. IV), perímetros cerrados que dan la apariencia de una verdadera malla; mas por lo regular no es difícil reconocer que están formadas por elementos procedentes de muy diverso origen y que no están soldados entre sí, sino siemplemente yuxtapuestos.

Pero en las buenas preparaciones observadas en fresco ó previa fijación con el molibdato ó picrato amónico, se reconocen con entera claridad los botones terminales, tanto en las expansiones de las células ganglionares como en los elementos periféricos, según ha observado y re-

presentado exactamente el profesor Retzius y hemos comprobado y reproducido nosotros; y se los distingue fácilmente de los abultamientos ó condensaciones situados en los puntos de división ó de cruzamiento de fibras, porque aquéllos ofrecen forma redondeada ó piriforme con el contorno perfectamente liso, sin asperezas, puntas ni apéndices de ningún género, mientras que éstos presentan formas triangulares, cuadriláteras ó en forma de cruz ó de X, de ramas más ó menos gruesas; y de los ángulos de estas pequeñas figuras se ve nacer constantemente, haciendo uso de más ó menos potentes objetivos las fibrillas que constituyen los elementos de la división ó cruzamiento ó la continuación de la fibra primitiva.

Entre los elementos intrínsecos es preciso incluir una disposición interesante, que consiste en unas bandas más ó menos anchas, de forma irregular (*m*, lám. IV), que se observan con alguna frecuencia en preparaciones teñidas con el azul de metileno, de cuyo contorno nacen prolongaciones de longitud variable que se extienden por el núcleo fibrilar, en el cual terminan, unas veces por extremos afilados, otras por pequeñísimos abultamientos. Uno de sus extremos está siempre situado en la vecindad de alguno de los focos celulares, en cuyos contornos suele perderse; el otro extremo se acerca unas veces á las comisuras longitudinales (la anterior en nuestra lámina), otras hacia las raíces de los nervios.

Respecto del origen y significación de estas fibras, nos parece enteramente justificada la opinión de Retzius, que considera algunas formas análogas á ésta por él observadas como expansiones de células ganglionares residentes en el ganglio mismo en que ellas se hallan; y aunque no hemos logrado comprobar de manera indudable ese origen, nos parece sumamente probable, y en su apoyo abona el hecho de que uno de sus extremos se pierda siempre en los focos celulares.

Réstanos ahora, para terminar, ocuparnos de un elemento interesante que ha sido estudiado con cierta insistencia, y, sin embargo, su naturaleza no parece aún bien conocida: nos referimos al llamado *sistema de fibras medias* (Medianfasersystem), por Retzius, y *células medias* (Medianzellen), por Hermann (1).

Las dos bandas, que en las preparaciones hechas con azul de metileno se tiñen generalmente en azul claro, situadas una en cada mitad del ganglio y extendidas en toda su longitud, se mantienen siempre cerca de la línea media y caminan generalmente bastante próximas una á otra, aunque no parecen tener entre sí lazos de unión.

Muy frecuentemente las hemos observado en los ganglios del *Hirudo*

(1) *Hermann (E.)*: Das Central-Nervensystem von Hirudo medicinalis. München, 1875 (citado por Retzius).

y *Hæmopis*, en los que presentan grandes semejanzas, y según todas las apariencias deben existir constantemente, aunque no siempre aparecen teñidas. En la *Pontobdella muricata* no las hemos hallado, acaso por no haber dejado actuar el reactivo colorante bastante tiempo, pues como en otro lugar hemos indicado, nuestras preparaciones de la cadena ganglionar de esta especie están, en general, teñidas con poca intensidad; pero suponemos que, aunque con aspecto é importancia acaso diferentes, existirán en esta especie y quizá en todos los Hirudíneos.

En aquellos Gnathobdellidos presenta forma y caracteres bastante diferentes, aunque ofreciendo constantemente un tipo característico bien definido, que permite referirlas siempre al mismo grupo y distinguirlas de todos los demás elementos.

La conformación más general, ó por lo menos una de las más frecuentes (*f m*, lám. III), presenta en su parte media, una porción que parece ser la principal ó el cuerpo de la fibra, en forma de cinta de bordes paralelos ó casi paralelos, completamente lisos en toda su longitud; en los extremos se divide en dos ramas (algunas veces en tres), que van estrechándose en general lentamente á medida que caminan hacia los polos del ganglio; una continúa la primitiva dirección, caminando siempre paralelamente á la línea media, y sale por la comisura longitudinal correspondiente, colocándose constantemente en la cara interna del manojo cordonal de su mismo lado, y la otra se dirige afuera, hacia el origen de la comisura longitudinal, perdiéndose en la zona superficial, al parecer en el neurilema.

Otras veces (*f m'*, lám. VI), aun mostrando un tipo análogo al precedente, presenta algunas diferencias dignas de mención: su cuerpo, proporcionalmente más corto, es fusiforme, ancho en el medio, estrecho en los extremos, en los cuales se divide también en dos ramas algo más delgadas y separadas, que se distribuyen como en el caso anterior.

Con bastante frecuencia se observa otra disposición (*f m*, lám. V), en la cual las dos bandas presentan algunas diferencias entre sí y con las anteriores. El cuerpo ofrece en ambas forma de cinta algo ensanchada, la del lado derecho con los bordes lisos como de ordinario, pero en la izquierda se ve una ramita ó prolongación que nace de la parte media del borde externo del cuerpo y se encamina hacia afuera, perdiéndose á poca distancia. Una y otra se hallan divididas desde muy cerca del punto medio hacia adelante en dos ramas, que caminan primero muy próximas una á otra hasta llegar cerca del extremo anterior del ganglio; á este nivel las ramas externas se dirigen hacia afuera, yendo á reunirse á la cápsula externa en el punto de origen de la comisura anterior. Las ramas internas continúan su camino á los lados de la línea

media, y se dividen cada una en dos ramas, una de las cuales continúa cerca del plano medio, colocándose por dentro del cordón correspondiente, y la otra se encamina hacia la cara dorsal del mismo cordón, en cuya parte media superficial se pierde. En el extremo posterior, las bandas se dividen también cada una en tres ramas, que se distribuyen y colocan en el polo posterior del ganglio de análogo modo que las anteriores.

Otras veces las referidas bandas presentan el cuerpo relativamente delgado, ofreciendo abultamientos fusiformes cerca de los extremos, en los cuales se bifurcan unas veces, no dividiéndose aparentemente otras.

¿Qué son estas bandas? ¿Cuál es su naturaleza y significación? Este es un problema al que hasta ahora no se ha hallado, á nuestro modo de ver, solución satisfactoria.

Por regla general, esas formaciones han sido consideradas como de naturaleza nerviosa. La propiedad que tienen de teñirse con el azul de metileno, y el haber creído Hermann que sus prolongaciones forman parte del nervio medio de Faivre, constituyen los argumentos de mayor valor en favor de su naturaleza nerviosa. Sin embargo, algunos autores, Retzius entre ellos, dudan á pesar de eso de su naturaleza nerviosa, y nosotros sentimos también análogas dudas; y aun á pesar del respecto que nos merecen los sabios que sostienen aquella opinión, creemos que hay datos suficientes para demostrar que no deben ser nerviosas.

El argumento fundado en la propiedad que tiene de teñirse con el azul de metileno no nos parece decisivo, porque está demostrado que ese reactivo colorea, á veces con bastante intensidad, elementos que no pueden ser considerados como nerviosos. Retzius ha descrito y figurado y Cajal y nosotros hemos observado muchas veces en los ganglios del *Hirudo* y *Hœmopis*, elementos (células y tractus membranosos) que, según todas las apariencias, son de naturaleza conjuntiva, y, por consiguiente, el sólo hecho de teñirse por ese método, no nos parece suficiente para admitir, al menos sin reserva, su naturaleza nerviosa.

El segundo argumento nos parece aún más deleznable: el mismo sabio profesor de Stokolmo afirma que, á juzgar por sus preparaciones, no cree que estén situadas tan profundamente como supone Hermann, sino más próximas á la superficie dorsal; y nosotros, juzgando por nuestros preparados, creemos que son enteramente superficiales, colocadas por fuera de la formación de células ganglionares nerviosas que, como es sabido, dejan libre una ancha zona longitudinal en la porción media dorsal del ganglio.

En resumen, diremos que, á nuestro modo de ver, esas fibras ó bandas no son de naturaleza nerviosa, sino muy probablemente de tipo con-

juntivo. Pero aun siendo esto así, faltaría averiguar si son verdaderas células ó simplemente tractus fibrosos en relación con la cubierta conjuntiva del ganglio.

Aunque han sido descritas y representadas como células multipolares por algunos autores, otros no parecen admitir, al menos sin grandes reservas, semejante opinión. El profesor Retzius, después de manifestar que Hermann y François las han descrito y figurado como tales, con núcleo, cuerpo celular y expansiones, hace constar que con el azul de metileno no ha logrado distinguir en ellas núcleo.

Nuestros experimentos acusan análogos resultados. Constantemente hemos hallado una sola en cada lado (nunca dos: una anterior y otra posterior, como indicó Hermann) adoptando formas análogas á las descritas, teñidas en azul pálido, sin estructura aparente y sin que en ellas hayamos visto nunca nada que pudiera interpretarse como núcleo celular, pues aunque alguna vez hemos observado ciertas manchas de color azul obscuro en los puntos en que se bifurcan (*f m*, lám. VI), basta una observación superficial para convencerse de que no son núcleos celulares, sino simples acúmulos ó condensaciones de la materia colorante análogos á los que con tanta frecuencia muestran en los puntos de división las preparaciones hechas con este método.

Estas y algunas otras consideraciones nos inducen á creer que las formaciones de que venimos ocupándonos no son células, sino tractus ó bandas de naturaleza conjuntiva situadas una en cada mitad del ganglio y más ó menos íntimamente ligadas al neurilema, del que acaso forman parte, ó con el que, cuando menos, parecen tener íntimas relaciones, puesto que algunas veces (lám. V), parece evidente la fusión de las ramas externas de dichas bandas con la membrana neural en el punto en que las comisuras longitudinales se separan de la masa ganglionar y en todos los casos se las ve perderse en la superficie externa de los cordones como si ocupasen, en parte al menos, la cara interna de aquella membrana.

EXPLICACIÓN DE LAS LÁMINAS

Indicaciones generales.

Todas las láminas representan disposiciones observadas en ganglios medios de la cadena ventral del *Hirudo medicinalis*, teñidos con el azul de metileno, fijados por el molibdato amónico y vistos por el plano dorsal.

En las láminas I á V no se han representado células en los lóbulos ó focos laterales para no dificultar la observación de los demás elementos.

Las indicaciones siguientes tienen en todas las láminas en que se hallan la misma significación:

v, Cápsula externa del ganglio.
vi, Idem interna.
c la, Comisura longitudinal anterior.
c lp, Idem íd. posterior.
n a, *na'*, Nervios del primer par ó anteriores, derecho é izquierdo respectivamente.
n p, *np'*, Nervios del segundo par ó posteriores derecho é izquierdo respectivamente.
l ad, *la i*, Lóbulos ó focos celulares anteriores derecho é izquierdo.
lld, *lli*, Lóbulos ó focos celulares medios ó interradiculares.
lpd, *lpi*, Lóbulos ó focos celulares laterales posteriores.

Indicaciones especiales.

LÁMINA I

CP, Grandes células del foco central posterior, cuyas expansiones principales (*c p*), después de dar pequeñas ramas laterales durante su curso paralelo á la línea media, salen por la comisura anterior.

fa, *fa'*, Manojos anteriores de fibras periféricas que entran en el ganglio por el primer par de nervios, cruzan la línea media y se dividen inmediatamente después (*a*) en dos ramas, una anterior, pequeña (a^1, a^3) y otra posterior mucho más robusta (a^2, a^4,) que terminan cerca de los extremos de la substancia plexiforme, por botones ó bolitas.

fb, *fb'*, Manojos posteriores de fibras periféricas que entran en el ganglio por el segundo par de nervios, cruzan la línea media como las anteriores y como ellas se dividen inmediatamente después (*b*) en dos ramas, una anterior, muy robusta (b^1, b^3) y otra posterior, más pequeña (b^2, b^4), que terminan también por abultamientos redondeados ó piriformes, cerca de los extremos de la substancia plexiforme.

LÁMINA II

fb', Manojo de fibras periféricas que llega al ganglio por el nervio posterior izquierdo, cruza el plano medio dividiéndose inmediatamente después (*b*) en dos ramas, una anterior y otra posterior, cuyos caracteres y distribución son análogos á los que hemos indicado para los manojos homólogos de la lámina I.

fc, Fibras que atraviesan el ganglio en toda su longitud, constantemente situadas en la proximidad del plano medio y salen, sin haber dado ramas laterales, por las comisuras funiculares.

fg, Dos fibras longitudinales que salen por las comisuras anterior y posterior y proceden de la bifurcación de otras dos (*fg'*) que vienen de la periferia por el nervio anterior izquierdo.

fh, Fibras que atraviesan el ganglio por la mitad izquierda sin ramificarse, pasando por las dos comisuras longitudinales.

fl', Manojo de fibras sensitivas que llegan al ganglio por el nervio anterior derecho y origina otro manojo semejante que atraviesa el núcleo plexiforme en toda su longitud, saliendo por las comisuras anterior (*fl*) y posterior (fb^2).

fo, Fibra que entra en el ganglio por la comisura funicular anterior y en un punto (fo^1) de su trayecto se divide en dos ramas que terminan, una (fo^2) en la mitad izquierda y la otra (fo^3) en la derecha de la substancia plexiforme.

fs^1, fs^2, Haces de fibras periféricas que llegan al ganglio por los nervios del lado derecho, dividiéndose luego en dos ramos que se reunen en dos grandes paquetes que salen por las comisuras longitudinales.

LÁMINA III

fc, *fg*, *fp*, Fibras que, pasando por las dos comisuras longitudinales, atraviesan el ganglio en toda su extensión sin ramificarse.

fc', Manojo de fibras periféricas que entra en el ganglio por el nervio anterior izquierdo y se divide en dos gruesas ramas, una dirigida hacia adelante, que después de ramificarse profusamente hasta quedar reducida á una delgada fibra, sale por el cordón anterior, y otra dirigida hacia atrás que da también numerosas ramas y termina cerca del extremo de la substancia plexiforme por pequeños abultamientos redondeados.

fd, Manojo de fibras periféricas análogo al precedente que llega al ganglio por el nervio posterior derecho y se divide en dos gruesas ramas, una anterior y otra posterior, que después de dar origen á numerosas ramas laterales, le abandonan saliendo por las comisuras longitudinales.

fl', Manojo de fibras sensitivas que atraviesa en toda su longitud la mitad izquierda del ganglio y que procede de la bifurcación de dos manojos análogos que vienen por los nervios respectivos.

fm, Banda superficial situada cerca del plano medio que corre paralelamente á él en la mitad derecha del ganglio, dando origen en cada extremo á una rama que se dirige hacia la membrana neural de la comisura correspondiente.

ft, Fibra que penetra por la comisura posterior y termina, ramificándose, en el polo anterior del núcleo plexiforme.

re, Fibra que pasa por la comisura longitudinal anterior, da una rama (*r s*) que recorre el nervio posterior izquierdo y otra que termina cerca del extremo caudal del núcleo plexiforme.

rt, Delgada fibra que entra por el nervio posterior izquierdo, atraviesa el ganglio y termina por pequeños abultamientos cerca del polo posterior de la substancia plexiforme, después de haber dado en la última porción de su trayecto algunas ramitas laterales.

LÁMINA IV

cg, *cg'*, Células colosales situadas en la parte anterior de la masa ventral de corpúsculos ganglionares, cerca del plano medio.

fa, Manojo de fibras periféricas que entra en el ganglio por el nervio anterior derecho, cruza el plano medio, dividiéndose inmediatamente después en dos ramas que marchan una hacia atrás, otra hacia adelante, paralelamente á la línea media, y terminan cerca de los extremos de la substancia plexiforme.

fb, Manojo de fibras periféricas que llega al ganglio por el nervio posterior derecho, cruza el ganglio y se divide, distribuye y termina de modo análogo á la anterior.

fd, Manojo de fibras periféricas que llega al ganglio por el nervio posterior del lado derecho, se ramifica en la misma mitad y termina cerca del extremo anterior de la substancia plexiforme por un grueso abultamiento (*n*).

fca, *fcp*, Fibras que pasan por las comisuras longitudinales anterior y posterior respectivamente.

fn, *fn'*, Fibras que pasan por los nervios anterior y posterior del lado izquierdo.

m, Ancha banda de cuyos contornos, bastante irregulares, nacen algunas ramitas cortas. Parece ser la expansión de una célula nerviosa (no visible en la lámina) situada en el foco anterior derecho.

LÁMINA V

ca', Grupo de células correspondientes al foco central anterior.

cg, Células colosales situadas en el centro de la masa celular ventral, cerca del plano medio.

CP, Dos gruesas células correspondientes al foco central posterior, cuyas expansiones principales (CP'), después de dar pequeñas ramas laterales, salen por la comisura anterior.

cp, Dos células pequeñas del foco central posterior, cuyas expansiones principales (*cp'*, *cp''*) cruzan el plano medio y salen del ganglio cada una por el nervio posterior del lado opuesto al en que reside el cuerpo celular.

fc', *fd'*, Gruesas fibras ó manojos de fibras periféricas que llegan al ganglio por los nervios del lado izquierdo, se ramifican y terminan por cabos agudos en la misma mitad del ganglio por donde penetraron.

fm, Bandas superficiales situadas una en cada mitad del ganglio, que corren paralelamente á la línea media, bastante próximas entre sí; se dividen hacia los extremos en tres ramas que se pierden, al parecer, en la formación conjuntiva de las comisuras longitudinales.

fp, Fibra que atraviesa el ganglio pasando por las dos comisuras longitudinales y da en su trayecto intraganglionar algunas pequeñas ramas laterales.

ra, Manojo de fibras sensitivas que viene por el nervio anterior derecho, se divide en T originando un paquete análogo á él (*fl*) que atraviesa el ganglio longitudinalmente y sale por los dos cordones comisurales.

ra', *rp'*, Manojos de fibras sensitivas que llegan al ganglio por los nervios del lado izquierdo, originando paquetes longitudinales que se distribuyen de análoga manera que el precedente.

rs, Fibra que corre por el nervio anterior derecho, se divide en dos ramas, una de las cuales (*re*) camina por la comisura longitudinal anterior y la otra (*ro*) termina en la mitad posterior del núcleo plexiforme.

rs', Fibra análoga á la anterior, que pasa por el segundo nervio y se divide en dos ramas, una (*re'*) que sale por la comisura posterior y la otra (*ro'*) que termina en la mitad anterior del núcleo plexiforme.

LÁMINA VI

A, A', A", Células del lóbulo ó foco anterior derecho, cuyas expansiones unas son cruzadas (A) y otras homolaterales (A').

B, B', Células del lóbulo anterior izquierdo, cuyas expansiones son una cruzada (B) y otra homolateral (B').

C, F, Células de los lóbulos medios ó interradiculares, cuyas expansiones cruzan el ganglio y salen de él por los nervios del lado opuesto.

D, D', Células del foco posterior izquierdo. La expansión principal de una de ellas (D) es homolateral y la de la otra (D') cruzada.

E, E', Células del foco posterior derecho, una de las cuales (E') (cuyo núcleo es bien visible) envía su expansión principal al nervio posterior del mismo lado.

fc, Paquete de fibras que atraviesan el ganglio en toda su longitud, cerca del plano medio, y salen por los cordones comisurales.

fl, Manojo de fibras sensitivas que atraviesan el ganglio en toda su longitud saliendo por las dos comisuras. El paquete lateral que de él nace se divide en varios hacecillos que se distribuyen á los dos nervios del lado derecho.

fl', Manojo análogo al precedente, situado en la mitad izquierda del ganglio en relación con otro lateral que pasa por el nervio anterior del mismo lado, cuyas fibrillas son perfectamente visibles.

fm', Banda situada superficialmente cerca del plano medio, que en cada extremo se divide en dos ramas, una de las cuales continúa la primitiva dirección y la otra se dirige hacia el contorno de la comisura longitudinal correspondiente.

fr, Fibra que pasa por la comisura longitudinal posterior dando una rama (*fr'*) que camina por el segundo nervio del lado izquierdo y otra (*fr"*) que termina cerca del extremo anterior de la substancia plexiforme, después de haber dado varias ramas laterales.

LÁMINA VII

A, A', Células del foco anterior derecho, cuyas expansiones salen, una (A), por el nervio anterior del mismo lado, y la otra (A'), por la comisura longitudinal vecina.

B, B', Células del foco anterior izquierdo, cuya expansión principal sale, en una (B), por el nervio contiguo del mismo lado, y en la otra (B'), por la comisura posterior, después de dar una rama á cada nervio de su mismo lado.

C, Células del foco medio ó interradicular izquierdo.

D, Célula del foco posterior izquierdo, cuya expansión principal cruza el ganglio y sale por el nervio posterior del lado opuesto.

E, E′, Células del foco posterior derecho, cuya expansión principal es homolateral en una (E) y cruzada en la otra (E′).

F, F′, Células del foco medio ó interradicular derecho, una de las cuales (F) envía su expansión principal al nervio posterior del mismo lado.

cg, *cg′*, Células colosales situadas en el plano medio, cuyas expansiones principales, débilmente teñidas, salen por los nervios periféricos.

CP, Dos gruesas células del foco central posterior, cuyas expansiones principales caminan hacia adelante paralelamente á la línea media y salen por la comisura longitudinal anterior, después de haber dado varias ramitas laterales.

fa, *fa′*, Dos fibrillas que cruzan el plano medio del ganglio y se dividen cada una en dos ramas, una anterior y otra posterior, que terminan cerca de los extremos de la substancia plexiforme.

SUR CERTAINES LÉSIONS EN FORME DE PLAQUES

SIÉGEANT À L'ÉPENDYME DES VENTRICULES LATÉRAUX

PAR

NICOLAS ACHÚCARRO

Histopathologiste du « Government Hospital for Insane ». Washington, D. C.

Il est bien connu depuis Virchow (1) que la lésion chronique de l'épendyme des ventricules décrite avec le nom de granulations épendymaires est un fait très souvent rencontré dans les autopsies et dont l'importance pathologique est vraiement insignificante lorsque la lésion n'est pas très étendue.

Bien autrement lorsqu'il s'agit de ces états de la surface ventriculaire que l'on a désigné par le nom d'état chagriné des ventricules, surface ventriculaire et langue de chat. Alors parfois, l'épendyme est couvert de granulations et le procéssus peut, presque toujours, être mis en rapport avec quelque affection generalisée du système nerveux et plus fréquemment avec la paralysie générale. La démence sénile, les affections tuberculeuses, l'hydrocéphalie, se trouvent des fois avec des épendymites granulaires d'une certaine importance.

En tout cas, cette lésion constitue la manifestation pathologique plus commune de l'épendyme ventriculaire. Elle a été étudiée par bien d'auteurs (Brunner, Virchow, Rokitansky, Jeremias, Lambl, Brodmann et d'autres). Récemment Saltykow en a fait une étude soigneuse au point de vue histologique.

Saltykow (2) subdivise les granulations épendymaires en trois groupes sécondaires: 1, des granulations coniques, à structure spéciale où l'on observe une formation centrale (Kern) et une couche périphérique (Hülle); 2, des granulations la plupart arrondies avec une structure néyroglique disposée prédominamment en reticule, et 3, de très petites gra-

(1) *Virchow:* Ueber das granulierte Aussehen der Wandungen der Gehirnventrikel. Ztschr. f. Psychiatrie. Bd. 3, p. 242, 1846.

(2) *Sattykow:* Zur Histologie der Ependymitis granularis. Ziegler's Beiträge, 1907.

nulations tranchant nettement sur la surface épendymaire et dont la structure est plutôt cellulaire. Le même auteur a constaté fréquemment des grumeaux de dégénération hyaline siégeant dans l'épaisseur des granulations. Il trouve toujours les granulations en rapport avec des vaisseaux et il sontient que les modifications de ces vaisseaux sous-épendymaires et celles de la névroglie périvasculaire constituent l'élément pathogénique immédiat dans la formation des granulations.

Saltykow nous dit dans son article que quelques-unes de ces granulations atteignent des dimensions de 2 $^1/_2$ millimètres, mais il ne parle pas en aucun cas de vraies plaques épendymaires.

Déja Rokitansky (1) dans son livre d'anatomie pathologique divise les modifications pathologiques de l'épendyme en cinq groupes, dont l'un correspond à des lésions rondes, blanches, opaques en forme de « plaques », lesquelles sont moins épaisses au centre fréquemment.

Eichhorst (2) en 1891 décrit à l'autopsie d'un cas d'hydrocéphalie acquise avec des symptômes méningés, des élévations en forme de plaque ayant un diamètre de 2 mm. Il semble probable qu'il s'agisse ici de lésions de la même nature que celle des plaques que nous allons décrire, mais nous ne pouvons que suposer cela, l'auteur n'ayant donné aucune ultérieure description ni macroscopique ni microscopique.

Kattwinkel (3) en 1905 publie sous le nom de sclérose épendymaire en plaques ombiliqués, un cas présentant au sujet des lésions ventriculaires, de grandes analogies avec ceux qui nous occupent. Il s'agissait d'un homme syphilitique mort à 70 ans, miroitier, ayant du tremblement mercuriel et présentant un tableau clinique assez similaire à ceux des scléroses combinées de la moelle épinière. Kattwinkel a trouvé les plaques ombiliquées dans les ventricules latéraux et d'après l'étude histologique qu'il en a fait il conclut qu'il s'agit d'un épaississement de l'épendyme produit par une prolifération de la névroglie épendymaire.

Dans une analyse que je fis du travail de Kattwinkel je disais: « Attualmente tra altre forme di ependimite io mi occupo di due casi in cui le lesioni ependimali rassomigliano a quelle descritte dall A. In uno di questi casi oltre all' ependimite a placche esistono delle saldature delle pareti ventricolari nell corno posteriore » (4).

Kattwinkel dit de n'avoir pas trouvé dans la litterature aucun cas avec

(1) *Rokitansky:* A Manual of pathological anatomy. London MDCCCL, p. 853.

(2) *Eichhorst:* Ueber erworbenen Hydrocephalus. Zeitsch. f. Klin. Med. Bd. XIX. Supplementheft, p. 181, 1891.

(3) *Kattwinkel:* Sclérose épendymaire en plaques ombiliquées. Rev. neurologique, 1905.

(4) *Rivista di pat. nerv. e ment.* Firenze, 1905. V. Kattwinkel.

des lésions semblables à celles qu'il décrit. Je crois, non obstant, que les «plaques» de Rokitansky et les «Plättchenartige Verdickungen» que Eichhorst a trouvé dans son cas d'hydrocéphale doivent probablemen avoir quelque rapport avec les lésions de Kattwinkel et aussi avec celles que j'ai observé.

Le fait d'avoir trouvé, en outre des deux cas mentionnés auparavant, deux autres avec la même lésion en plaques aux ventricules latéraux et le fait surtout d'être arrivé au sujet de la nature histologique des plaques à une conclusion differente de celle apportée par Kattwinkell justifient cette publication.

Dans tous nos cas il s'agissait d'individus vieux, agès de plus de 60 ans. Les deux premiers specimens que nous avons étudié, et dont nous ne possédons pas maintenant des renseignements cliniques, provenaient l'un du service du Prof. Pierre Marie à Bicêtre, l'autre de la clinique psichiatrique de Florence dirigée par le Prof. Eugenio Tanzi. Le malade italien portait le diagnostique de pellagre.

Actuellement, sur cent autopsies de malades mentaux dans les quelles nous avons examiné soigneusement la surface des ventricules nous avons trouvé deux cas avec les lésions en plaques.

M. A. H., homme mort a 79 ans, 22 ans à l'hôpital des aliénés fut diagnostique à son admission, de Manie chronique. L'autopsie par le Dr. Blackburn montra: artériosclérose généralisée avec élargissement de la crosse aortique, des lésions des valves aortiques et de l'hypertrophie de la paroi du ventricule gauche. Pneumonie lobaire des lobes supérieurs et moyen du poumon droit avec plévrite aigue du même côté. Dure-mère épaissie, cerveau 1460 grm. Opacité manifeste de la pie-mère. Il existe trois artères cérebrales antérieures; la moyenne est très large, la plus petite est l'artère gauche et sa distribution se fait sur la surface médiane des lobes frontaux, l'artére moyenne s'épanonit au côté gauche. Le reste du cercle de Willis est normal. Les circonvolutions des parties antérieures du cerveau sont atrophiées considérablement. Il existe un ramollissement considérable de la partie inférieure du lobe droit du cervelet.

Le quatrième ventricule présente une épendymite granuleuse typique. Les ventricules latéraux montrent un assez grand nombre de plaques épendymaires d'environ 1 à 2 $^1/_2$ mm. de diamètre parfaitement circulaires et dont plussieurs portent une dépression au centre. Les prolongements postérieurs et temporaux des ventricules contiennent aussi plusieurs plaques. L'épendymite granuleuse n'existe pas aux ventricules latéraux.

V. F., homme mort à 67 ans, portait le diagnostique clinique de démence sénile.

A l'autopsie l'on trouve: pneumonie lobaire du poumon gauche, adhérences plévritiques, végetations des valves aortiques, athérome de la crosse aortique, hypertrophie du ventricule gauche. Rate normale. Foie normal. Reins avec quelques troubles interstitiels. Cystite chronique. Cerveau, 1.280 grm. Augmentation évidente du liquide cephalo-rachidien, opacité de la pie-mère, atrophie des lobes frontaux, ramollissement à la surface inférieure du lobe frontal droit. Les artères de la base sont sclérotiques; la communicante postérieure du côte gauche est très mince, la cérébrale postérieure droite est très large. Granulations évidentes au 4me ventricale, dilatation des ventricules latéraux, et présence de quelques plaques épendymaires. Quelques lacunes de desintégration cérébrale aux noyaux lenticulaires des deux côtés.

D'après nôtre expérience, les plaques épendymaires ne se trouvent que très rarement au moins dans leurs formes typiques de plaques circulaires de 1 à 2 ½ mm. de diamètre, de couleur plus blanchâtre que celle du reste de l'épendyme et formant une faible mais nette élévation sur la surface du ventricule (après la fixation dans de l'alcohol á 15 % les plaques apparaissent plus prominentes). On trouve plus fréquemment des petites élevations aplaties, blanchâtres, non parfaitement circulaires et en rapport avec les vaisseaux sous-épendymaires qui semblent les traverser. La nature histologique de ces élévations aplaties permet de les séparer des vraies plaques épendymaires et de les ranger parmi le grand groupe des épendymites granuleuses.

La charactéristique histologique des plaques épendymaires que nous décrivons est que le gros du tissu fibreux qui constitue la plaque n'est pas de nature névroglique comme dans les grains élargis d'épendymite granuleuse, mais de nature conjonctive.

J'ai employé pour la fixation des plaques l'alcohol de 95 %, le mordant de Weigert pour la névroglie et le formol. Inclusion en celloidine et coloration avec du bleu de toluidine, hemat. eosine, Van Giesson, Weigert pour les fibres élastiques, Weigert pour la névroglie. Des pièces fixées en formol ont été coupées au microtome congelateur et colorées avec le Scharlachrot et l'hematoxyline.

Dans les coupes transversales, les plaques colorées par l'hemat. eosine apparaissent faiblement impregnées par l'eosine et leur structure fibreuse se présente voilée, comme si elle était atteinte d'un processus de dégénerescence. Cet aspect contraste avec celui de la névroglie du pourtour qui est colorée assez nettement.

De même avec le bleu de toluidine la substance que constitue la pla-

que est colorée très faiblement en bleu et présente un aspect homogène hyalin où l'on peut néanmoins deviner des soupçons d'une organisation fibrillaire à côté de quelques noyaux allongés.

Ce résultat à peu pres negatif ainsi que les résultats obtenus avec tous autres méthodes que nous avons employés, montre un parallélisme parfait avec la façon dont le tissu conjonctif des vaisseaux des environs des plaques réagit aux mêmes colorants. Ce parallélisme des réactions colorantes ainsi que les détails morphologiques des plaques plaident pour nôtre opinion au sujet de la nature histologique des plaques, voire qu'elles sont formées aux dépens d'un processus hyperplasique du tissu conjonctif de la paroi des vaisseaux siégeant immédiatement en dessous de la couche épendymaire.

Fig. 1. — Leitz obj. 6, oc. 1, Van Giesson. — Coupe transversale de une petite plaque épendymaire d'origine vasculaire à la surface d'un ventricule latéral. La coupe de la plaque est réprésentée en gris foncé presque noir; dans la préparation elle est colorée en rouge par la fuchine. En dessous de la plaque à gauche l'on aperçoit deux vaisseaux oblitérés.

La méthode de Van Giesson fournit les résultats plus positifs et évidents pour nôtre problème. Comme l'on sait, par cette méthode la névroglie se colore en jaune orangé d'une façon peu nette, tandis que le tissu conjonctif prend la coloration foncée de la fuchsine.

Les plaques examinées dans des préparations Van Giesson apparaissent colorées intensement en rouge et montrant une structure évidemment fibrillaire. La fig. 1 représente la coupe d'une petite plaque à faible grossissement. Dans des plaques à dimensions plus considérables portant une dépression centrale l'on peut, dans des coupes transversales passant par le centre, constater deux bords fibreux denses comparalles à la structure représentée dans la fig. 1, lesquels sont réliés par une bande du même tissu colorée aussi en rouge foncé mais considérablement amincie. Les noyaux sont très rares dans ce tissu fibreux, néamoins dans les parties moyennes de la plaque on observe quelques no-

yaux très allongés et semblables aux noyaux des parvis vasculaires. Même on les trouve quelquefois constituant les limites de spaces libres que l'ont est porté à admettre comme la lumière de vaisseaux. Quelquefois nous avons même trouvé des globules rouges dans ces spaces.

Fig. 2. — Zeiss homog. inmers. $^1/_{12}$, oc. comp. 6, Van Giesson. Coupe transversale montrant la structure d'une plaque épendymaire d'origine vasculaire. A, Couche de cellules épendymaires aplaties; B, Tissu conjonctif formant la plaque; C, Noyaux névrogliques aux limites de la plaque; D, Nevroglie sous épendymaire.

A la surface des plaques limitant le tissu vers le ventricule on aperçoit des cellules très aplaties qui ne sont autres que des cellules épendymaires très modifiées (fig. 2 et 3, A).

La façon dont le tissu des plaques se termine à la périphèrie (fig. 2 et 3) est intéressante. Presque toujours le tissu de la plaque se décompose alors en plussieurs faisceaux à cours tourbilloné entre lesquels pénètre

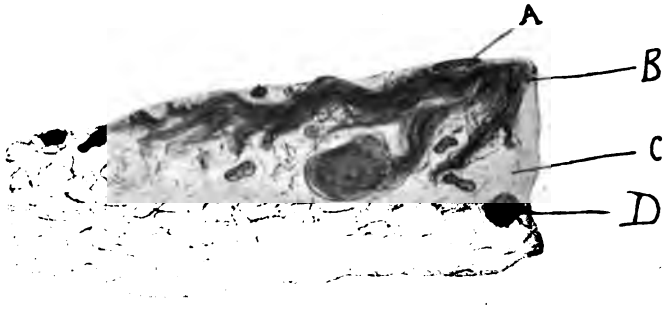


Fig. 3. — Zeiss inmers. homog. $^1/_{12}$, oc. comp. 6, Van Giesson. Coupe transversale d'une plaque montrant le tissu conjonctif et la névroglie à la périphbrie de la plaque. — A, Elément aplati; B, Tissu conjonctif de la plaque; D, Corps amylacé.

la névroglie environnante. Des fois il nous a semblé, comme en fig. 4, que ces villosités marginales des plaques etaient parcourues par des spaces que nous serions penchés à interpréter comme de nature vasculaire. La rangée de cellules épendymaires au niveau des limites de la plaque semble se dédoubler en renfermant la plaque d'un côté vers le ventricule

au moyen des cellules aplaties dont il a été question et du côté du tissu au moyen d'une lignée cellulaire continue avec la névroglie sous-épendymaire (fig. 4).

Fig. 4. — Zeiss inmers. homog. $^1/_{12}$, oc. comp. 6, Van Giesson. — Coupe transversale d'une plaque épendymaire. Disposition des cellules épendymaires à la périphérie d'une plaque. La rangée de cellules épendymaires semble continuer d'un côté avec les cellules névrogliques par dessous de la plaque et d'un autre avec les éléments aplatis bordant avec la cavité ventriculaire.

En soupçonnant toujours que les plaques que nous décrivons soient dues à des modifications sclérotiques des vaisseaux sous-épendymaires, nous avons employé la méthode de Weigert pour le tissu élastique et quoique rarement nous avons trouvé des évidences de fibres elastiques dans le tissu conjonctif des plaques (fig. 5).

Fig. 5. — Zeiss homog. inmers. $^1/_{12}$, oc. comp. 12. Coloration du tissu élastique d'après Weigert. — A, et B, Tissu conjonctif formant la plaque; C, Lamelle elastique; D, Névroglie sousépendymaire.

La coloration de Weigert pour la névroglie fournit des résultats opposés à ceux que nous avons décrits avec la méthode de Van Giesson. La névroglie sous-épendymaire est évidemment très augmentée, les fibrilles sont très distinctes, tandis que le tissu de la plaque est coloré en bleu pâle presque d'une façon homogène contrastant beaucoup avec la névroglie située en dessons (fig. 6).

Bien de fois, des corps amylacés même en nombre considérable siégent dans la névroglie autour des plaques (fig. 3 et 6). Comme l'on sait les voisinages des ventricules sont des localités de préférence pour les corps amylacés, mais il nous a paru que d'une façon générale ces corps sont plus abondants auprès des plaques.

Dans tous les cas que nous avons examinés ayant des plaques, l'on trouve de nombreux vaisseaux plus on moins modifiés par le processus de sclérose vasculaire auquel appartient selon nous la formation des plaques.

Ce processus de sclérose des fins vaisseaux semble être beaucoup plus fréquent et plus marqué près de l'épendyme et tout spécialement dans

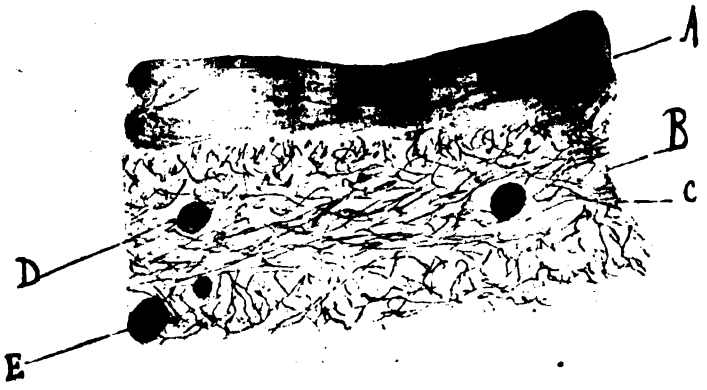


Fig. 6. — Zeiss inmers. homog. $^{4}/_{12}$, oc. comp. 6. Coloration de Weigert pour la névroglie. — A, Tissu de la plaque dont on ne reconnaît que faiblement la structure fibrillaire; B, Nevroglie sousépendymaire; C, D, E, corps amylacés.

les vaisseaux siégeant au voisinage des plaques. Nous avons examiné l'écorce cérébrale de nos cas et quoique des modifications régréssives, des « paquets vasculaires », des accumulations pigmentaires autour des vaisseaux soient fréquents dans ces préparations, nous ne trouvons pas la forme de sclérose vasculaire avec oblitération complète des vaisseaux par l'hyperplasie fibreuse (fig. 7).

Par contre cette modification est fréquente aux environs des plaques. Beaucoup des petits vaisseaux sont complétement oblitérés, quelquefois les parois sont envahies par de la dégénération hyalines dans d'autre, la structure fibreuse persiste toujours. Mais l'on ne peut deviner aucun noyau dans l'épaisseur des parois. Dans d'autres, la lumière vasculaire persisté encore quoique de beaucoup rétrecié et siégeant non plus au centre des vaisseaux (figs. 7 et 8), mais déviée d'un côté. Nous n'avons jamais trouvé des dépôts calcaires dans ces vaisseaux mais dans des

coupes au congélateur colorée par le Scharlachrot et l'hemat. l'on trouvé les grains fins de dégénération graisseuse dans les parties plus centrales de la paroi (fig. 8). De même ici qu'avec toutes les autres méthodes les plaques épendymaires se comportent envers les réactifs colorants de la même façon que les vaisseaux sclérosés siégeant dans le tissu ; la plaque est à peine colorée et dans de cas l'on troue la même fine dégénération graisseuse qu'au centre des vaisseaux.

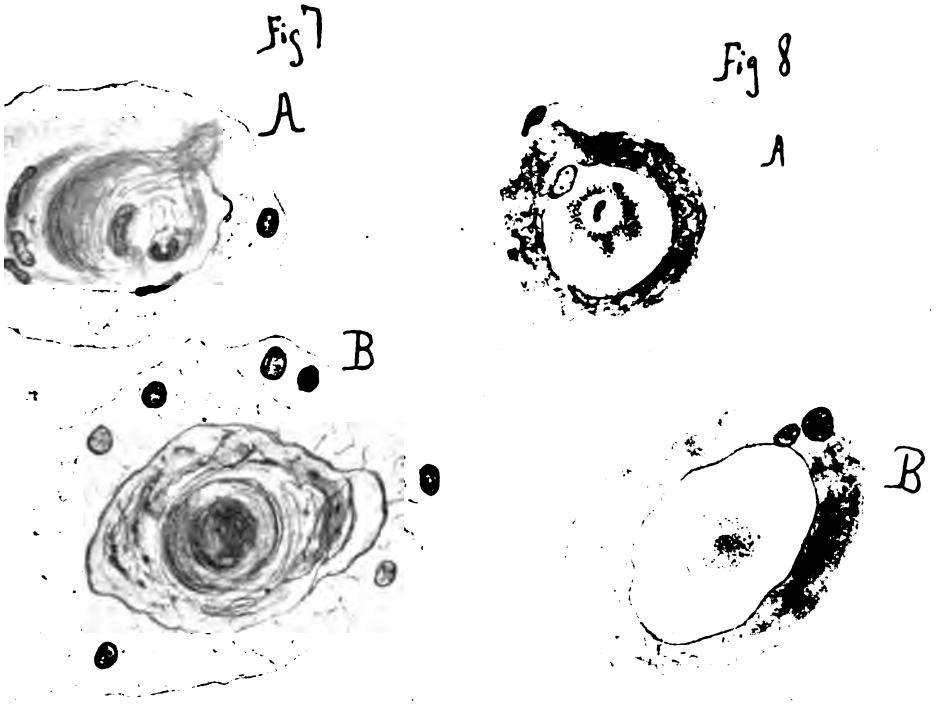


Fig. 7. — Zeiss inmers. homog. $^1/_{12}$, oc. comp. 12. Van Giesson. — A, Vaisseau siégeant près de l'épendyme et dont la lumière est de beaucoup réduite par le processus d'hyperplasie du tissu conjonctif; B, Vaisseau oblitéré par le même processus.

Fig. 8. — Zeiss inmers. homog. $^1/_{12}$, oc. comp. 12. Scharlachrot - Hemat. — A, Vaisseau à lumière rétrecie avec des granulations graisseuses ; B, Vaisseau oblitéré avec des granulations graisseuses au centre.

Quelquefois et plus fréquemment que les plaques circulaires nous trouvons aux ventricules latéraux d'individus vieux et arteroscléreux des élévations irrégulières en forme de plaques, dont les plus petites ressemblent à des grains d'épendymite granuleuse et dont les plus grandes ont une grande similarité avec les plaques conjonctives que nous avons décrites. C'est alors difficile de les différencier de ces dernières lésions.

Dans un cas nous avons cru trouver des plaques conjonctives et l'examen histologique a pourtant montré qu'il s'agissait d'une lésion differente.

F. H., mort à 70 ans, environ 22 ans à l'hôpital des aliénés. Le diagnostique d'admission Melancholie aigue. Autopsie: Des adhérences pléuritiques des deux côtes. Pleurite aigue à droite, poumon gauche présente pneumonie hypostatique. Le poumon droit est emphysemateux. Valves aortiques et mitrales scléreuses mais compétentes. Hypertrophie des parois. Rate normale. Pyelite. Cystite purulente. Abcés pyémique du foie. Cerveau 1.310 grm. Liquide cephalo-rachidien plus abondant qu'au normal. Pas d'atrophie manifeste. Il y a une artère communicante anté-

Fig. 9. — Leitz obj. 3. oc. 6. Van Giesson. Plaque épendymaire de nature névroglique. — A, Vaisseau au centre de la plaque; B, C, D, Corps amylacés.

rieure aditionelle. La communicante postérieure droite est très large, et la cérébrale postérieure du même côté est très mince. Adhérences des corpes postérieures des ventricules latéraux. Aux cornes temporaux, à la surface de la corne d'Ammon, l'on apercoit quelques élévations aplaties ressemblantes aux plaques épendymaires.

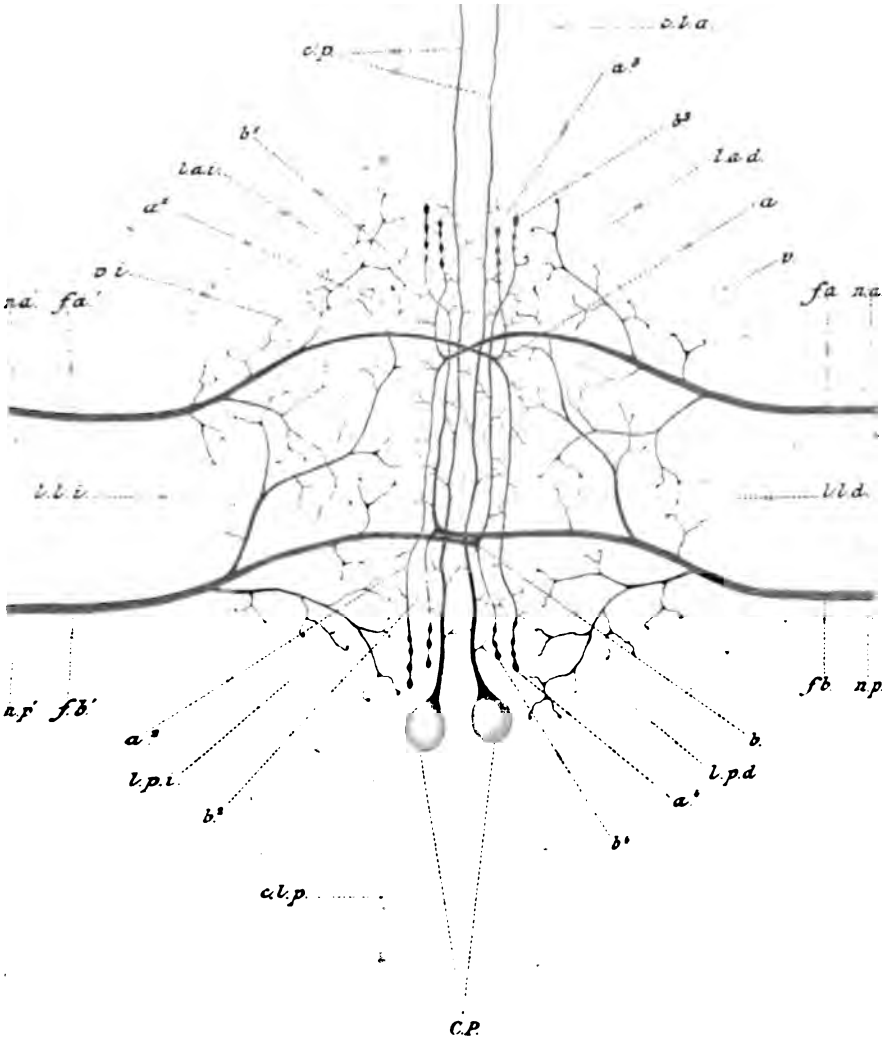
L'examen histologique de plusieurs de ces élévations montre qu'elles sont constituées par de la néuroglie proliferée autour d'un vaisseau élargi dont la paroi, et c'est un trait éssentiel, n'est pas visiblement altéree (fig. 9). Ce vaisseau central ne manque pas dans aucune des plaques de ce genre, que nous avons examinées.

Ces élévations épendymaires sont convertes à des endroits par des cellules épendymaires non modifiées. Elles présentent, en outre, grand nombre de corps amylacés dans l'épaisseur du tissu. D'autres petits vaisseaux, dont parfois avec des modifications sclérotiques, peuvent se trouver dans les lésions à côté du vaisseau principal.

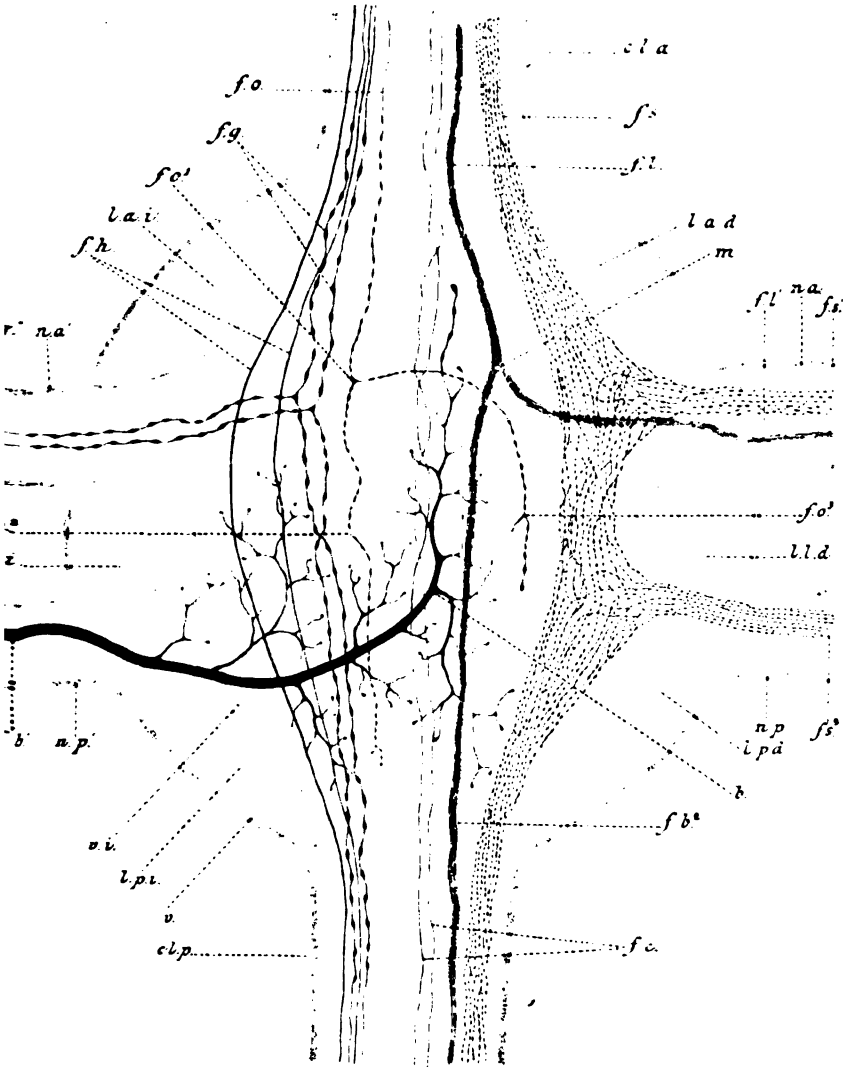
Ce genre d'élévations aplaties à structure névroglique doivent être séparées décidément des plaques circulaires de nature conjonctive; elles appartienent plutôt au deuxième groupe établi par Saltykow dans les granulations épendymaires.

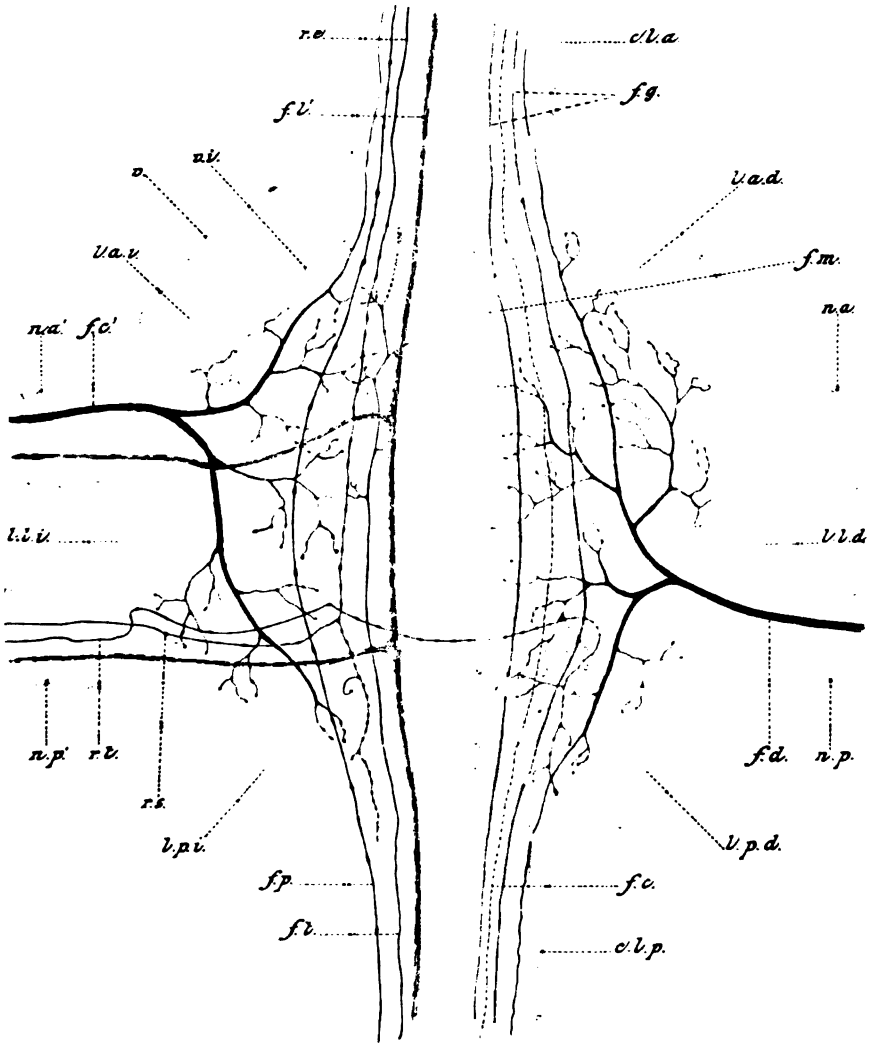
Les plaques épendymaires qui font le sujet de ce travail et qui coincident à leur aspect macroscopique avec les descriptions données par Kattwinkel dans son cas, sont d'une toute autre nature. Toutes les colorations employées prouvent qu'elles sont formées surtout par du tissu conjonctif. Le fait de trouver dans quelques plaques des vestiges d'une lamelle élastique, le fait de trouver des spaces limités par des cellules allongées et qui ressemblent à la lumière d'un vaisseau, et surtout le parallélisme parfait des réactions colorantes montrées par les plaques avec celles obtenues avec les vaisseaux sclérosés sous-épendymaires montrent qu'il s'agit ici du même processus pathologique dont la morphologie macroscopique des lésions est un peu différente à la surface épendymaire.

Les plaques épendymaires se trouvent dans nos cas dans des individus vieux et portant des lésions d'artériosclérose généralisée, et elles peuvent être considérées d'aprés nôtre recherche comme produites par l'hyperplasie conjonctive des parois des vaisseaux sous-épendymaires.

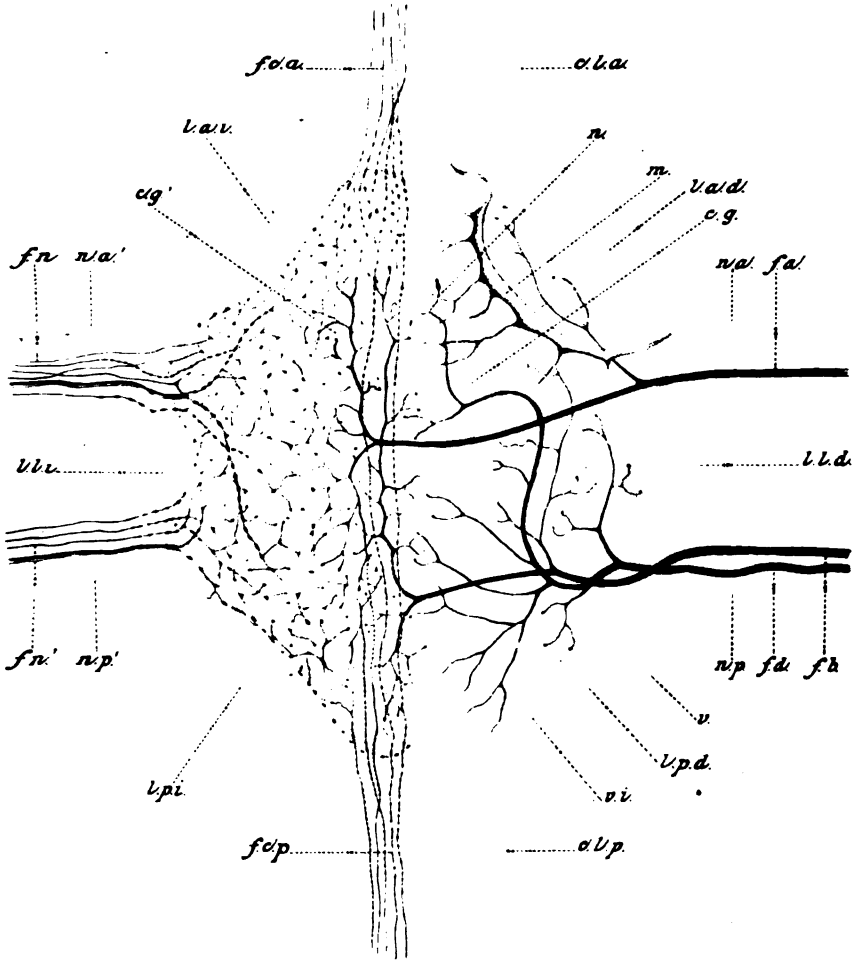


LIT. J. BLASCO Y C.ª MADRID

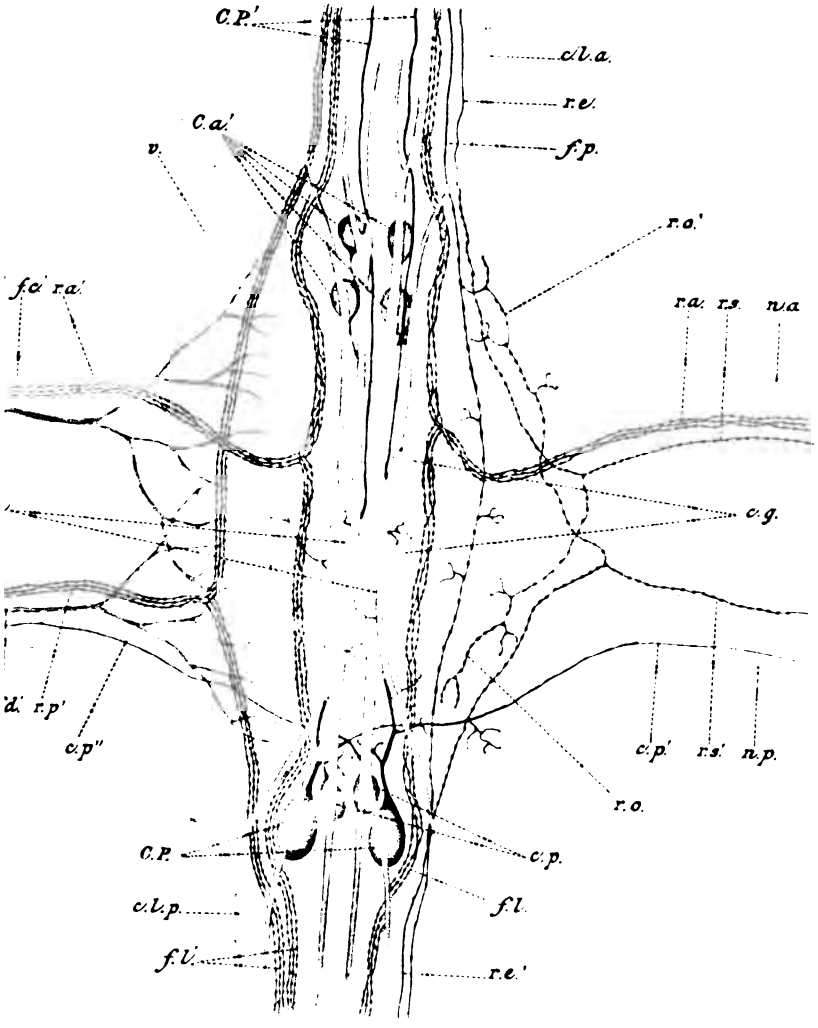

c l a
f.o.
f.g.
f.o'
l.a.i.
f.h.
n.a.
l a d
m
f.l'
n.a.
f.s.
f.o'
l.l.d.
n.p.
n.p
i.p.d
f.s.
b.
f b.
v.i.
l.p.i.
v.
c.l.p.
f c.



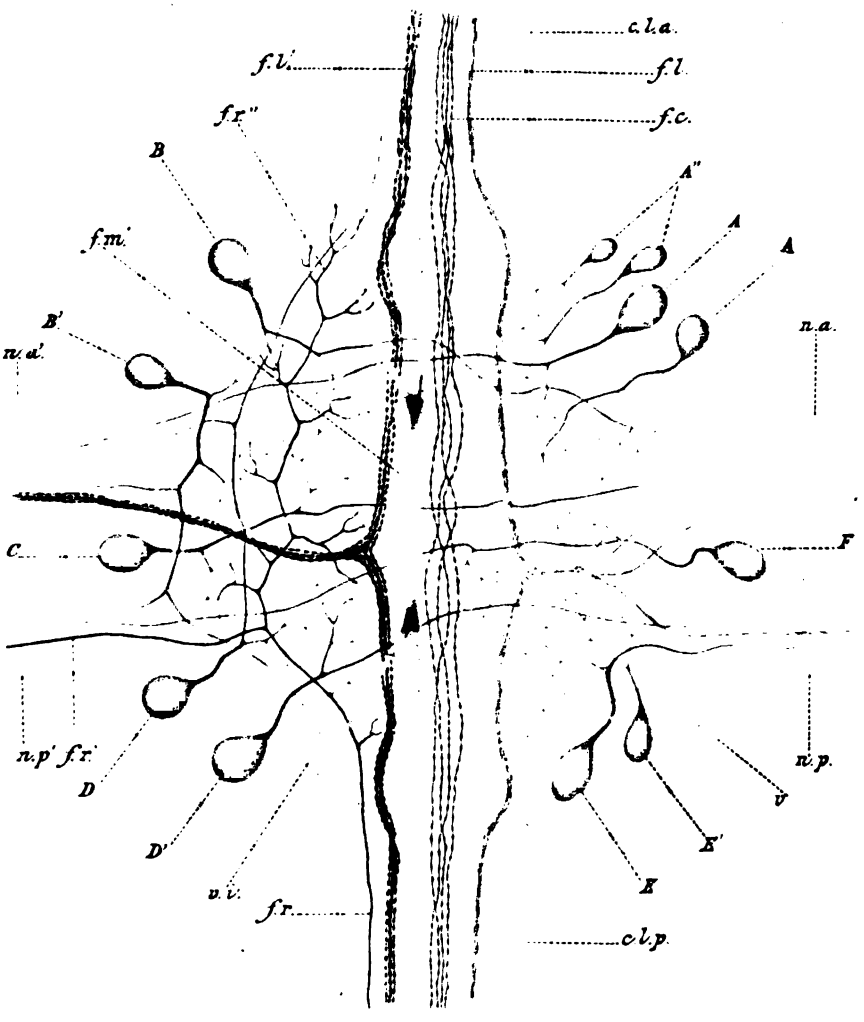
LIT. J. BLASCO LOPEZ MATEO 1 MADRID



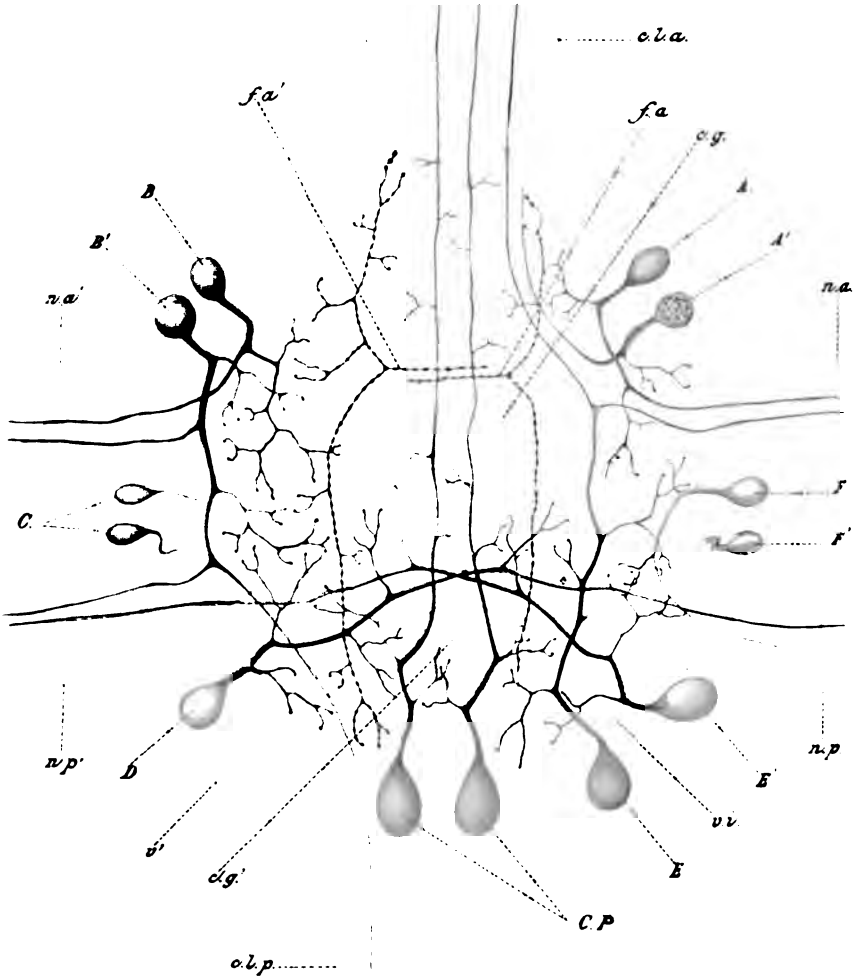
LIT. J. BLASS Y C.ª S. MATEO, 7 MADRID



LITO. BLASCO Y CIA. MATEO 1 MADRID



LIT. J. BLASI - C. A. S. MATEO Y MACHADO



LIT. J. BLASS Y CIA. S. MATEO 1 MADRID

CELLULES ALLONGÉES ET STÄBCHENZELLEN, CELLULES NÉVROGLIQUES

ET CELLULES GRANULO-ADIPEUSES À LA CORNE D'AMMON DU LAPIN

PAR

NICOLÁS ACHÚCARRO

Histopatologiste du Government Hospital for Insane Washington. D. C.

Au cours d'une recherche histologique expérimentale [1] sur la rage et dans un travail au sujet des cellules en bâtonnet [2] j'ai décrit au Stratum Radiatum du lapin des formes cellulaires pathologiques dont la caractéristique essentielle est d'avoir une forme allongée atteignant dans certains cas l'aspect des cellules en bâtonnet telles qu'elles ont été décrites à la paralysie générale et dans d'autres affections corticales et cérébelleuses par Nissl [3], Alzheimer [4] et bien d'autres auteurs.

Ayant remarqué que les dites cellules apparaissent presque exclusivement à la couche dénommée Stratum Radiatum, tandis que les autres couches également atteintes pourtant par les processus pathologiques en question, étaient presque libres des éléments dont il s'agit, j'ai été porté à penser que les conditions spéciales d'architecture de la couche du Stratum Radiatum constituent un élément favorable à l'apparition des cellules allongées et même des cellules en bâtonnet.

Le Stratum Radiatum est formé surtout par les prolongements apicaux des cellules pyramidales dont les corps cellulaires sont réunis, pour la plupart, à une couche étroite. Ces prolongements suivent dans une étendue considérable un parcours parallèle et forme ainsi une grille à barreaux serrés parmi lesquels se trouvent dans les conditions ci-dessus mentionnées, les cellules allongées.

Elles sont orientées, exactement de la même façon que les prolongements protoplasmiques des pyramides et dans beaucoup de cas il est permis de constater que les cellules ont de rapports étroits avec les prolongements en question. En outre, beaucoup d'entre elles sont chargées de produits de dégénérescence démontrables par la méthode du Scharlach et de l'Hematoxyline.

Ces données ainsi que la considération de formes spéciales décrites

dans mes travaux, ainsi que la présence dans la rage d'une dégénération des pyramides ammoniques m'ont conduit à penser que tous ces éléments allongés en bâtonnet et autres représentaient des formes d'adaptation des cellules interstitielles aux éléments nerveux en dégénérescence, et

Fig. 1. — Paralysie générale progressive, Zeiss Im. Homog $^1/_{12}$, Oc. comp. 12. Bleu de toluidine. Cellule en bâtonnet apliquée à la surface d'une cellule pyramidale de l'écorce cérébrale.

Fig. 2.—Paralysie générale progressive, Zeiss Im. Homog $^1/_{12}$, Oc. comp. 12. Bleu de toluidine. Cellule en bâtonnet apliquée à la surface d'une cellule pyramidale de l'écorce cérébrale.

que cette adaptation se faisait probablement en vue de l'élaboration des produits désintégratifs des structures nerveuses.

Une hypothèse semblable, pour ce qui regarde le facteur de l'adaptation, avait été avancée avec toute réserve, auparavant, par Cerletti [1] au sujet de la genèse de Stäbchenzellen se basant sur l'observation de rapports spéciaux entre les cellules nerveuses pyramidales et les Stäbchenzellen à la paralysie générale.

Dans de nombreux cas de paralysie générale que j'ai eu l'occasion d'exa-

miner histologiquement, j'ai constaté moi même que des cellules typiques en bâtonnet se trouvaient être adaptées à la surface du corps des cellules pyramidales et surtout aux prolongements protoplasmiques de ces dernières cellules. Quelquefois et dans des circonstances extrêmes, les Stäbchenzellen sont adaptées aux cellules pyramidales dans une grande étendue, de telle façon que non seulement elles s'appliquent sur les corps cellulaire et sur l'un des prolongements protoplasmiques, mais que du pôle opposé de la cellule elles continuent à garder avec les prolongements cellulaires un contact intime. Les figures 1 et 2 provenant d'une écorce paralytique sont des exemples expressifs de cette aplication extrême.

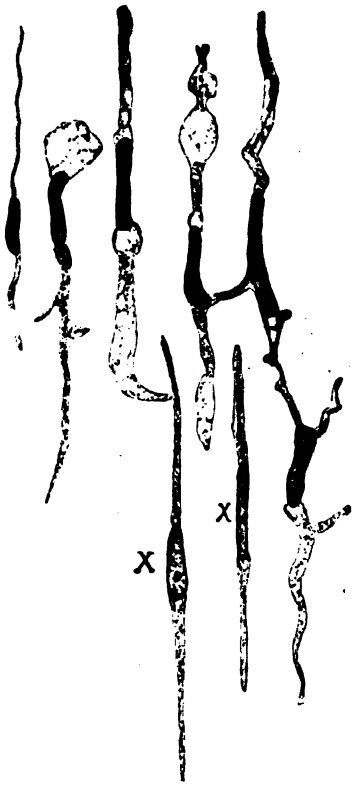


Fig. 3. — Écorce cérébrale sénile. Zeiss Im. Homog $^1/_{12}$. Comp. Oc. 12. Bleu detoluidine. Cellules très allongées ressemblant à des fibroblastes et dont quelques unes peuvent être classées comme des Stäbchenzellen. Plusieurs éléments montrent une structure en reseau.

Ces cellules appartiennent aussi au point de vue de leur morphologie individuelle aux formes plus typiques des cellules en bâtonnet. Autant le noyau que les prolongements sont extrêmement allongés et si le tout ne prend pas une direction en ligne droite, c'est à cause de l'adaptation sur le pourtour du corps cellulaire.

Mais, ce n'est pas seulement cette sorte de cellules qui est classée par Nissl et par Alzheimer sous l'étiquette de Stäbchenzellen. L'on comprend parmi ces dernières cellules d'autres éléments toujours allongés mais plus trapus à noyau recourbé, quelquefois ovalaire, tortueux, des vrais noyaux en saucisse comme Nissl les avait désignés. Aussi, plusieurs des figures données par Alzheimer [4] comme des Stäbchenzellen représentent des cellules à protoplasme plus abondant ayant quelques unes d'entre elles, des ramifications et d'autres contenant du pigment. Donc, en outre des cellules en aiguille vraiment représentatives du groupe des cellules en bâtonnet, il se trouve bien d'autres éléments,

lesquels n'ayant pas la forme typique en bâtonnet, peuvent néanmoins être ramenés au même groupe général par des formes de transition et par les caractères de coloration.

Considérons pour un moment les cellules représentées à la fig. 3, lesquelles proviennent d'un malade sénil mort à l'âge de cent ans et dont l'écorce cérébrale contenait une grande quantité de plaques milliaires telles qu'elles ont été décrites par Alzheimer [6], Fischer [7], Bonfiglio [8], Perusini [9]. Ces cellules sont toutes certainement de la même nature et quelques unes telles les cellules XX pourraient être classifiées sans difficultés comme des Stäbchenzellen. Néanmoins, leurs noyaux sont plus courts et leurs prolongements protoplasmiques moins linéaires que chez les cellules de la paralysie générale aux fig. 1 et 2. Dans d'autres éléments de la fig. 3, on perçoit nettement une structure en réseau et des renflements d'un côté du noyau. Si l'on colore de telles coupes avec le Scharlach, on trouve dans ces cellules allongées à protoplasme réticulé beaucoup d'inclusions graisseuses.

Or, si nous représentons ici ces cellules, c'est à cause de leur ressemblance d'un côté avec les Stäbchenzellen et de l'autre avec les éléments que j'ai décrits au Stratum Radiatum du lapin rabique et que j'ai dessiné dans les fig. Taf. VIII et Taf. IX de mon travail sur la rage, aussi je les ai appelés Stäbchenartige Zellen. Là aussi, la tendance à l'allongement des éléments intestitiels au Stratum Radiatum est manifeste et quelques uns de ces éléments atteignent des formes qui les font absolument comparables aux Stäbchenzellen. Par exemple, l'élément 15 Taf. IX est l'image d'une vraie cellule en bâtonnet.

Néanmoins la plupart des éléments ont un noyau plus court et un protoplasme bien plus abondant et ramifié. Il y a même ici des éléments qui, par suite de l'adaptation à la configuration de plusieurs prolongements protoplasmiques nerveux, présentent aussi plusieurs prolongement parallèles. Dans la plupart de ces cellules on peut constater d'abondantes granulations graisseuses lorsqu'on les étudie par la méthode du Scharlach. Aussi, par la méthode du bleu de toluidine on constate dans ces éléments une structure réticulée.

Dans le processus de la rage, donc, il se présentent à la corne d'Ammon du lapin à la couche du Stratum Radiatum des cellules interstitielles dont le protoplasme abondant se moulant à la disposition des éléments nerveux reproduit dans une certaine façon l'architecture des structures nerveuses. Ces éléments peuvent être classifiés comme de Stäbchenartige Zellen.

Dans mon second travail [8] sur ce sujet j'ai décrit un procédé expérimental capable de reproduire de telles cellules au Stratum Radiatum du

lapin. Si l'on enlève l'écorce cérébrale sur un hémisphère jusqu'à découverte d'un ventricule latéral on aperçoit au fond, la surface de la corne d'Ammon que l'on peut lésionner par des incisions; alors, si nous examinons des pièces provenant d'animaux qui ont survécu cinq à sept jours après l'opération, nous retrouvons parmi les cellules interstitielles proliférées au cours du processus de réparation au Stratum Radiatum, les mêmes cellules allongées à structure en réseaux dont au moins ici, beaucoup d'entre elles peuvent être placées parmi les cellules en bâtonnet.

Au surplus, en partant du voisinage de la lésion et en s'éloignant toujours dans le Stratum Radiatum l'on passe insensiblement des cellules légèrement allongées mais à protoplasme abondant réticulé et bourré de granulations désintégratives, par des formes de transition, jusqu'à des cellules très allongées comme celles qui sont représentées à la figure 5.

Fig. 4.— Couche des pyramides et Stratum radiatum de la corne d'Ammon du lapin rabique. A, couche des pyramides très atteinte par le processus; B, Stratum radiatum avec cellules allongées et Stäbchenzellen.

Si comme le fait Farrar [10] au sujet de la réaction du tissu nerveux aux environs d'un corps étranger, nous considérons une zône marginale et une zône limitante autour du foyer nécrotique produit par notre lésion, la zône marginale bordant la lésion, tandis que la zône limitante formant la limite d'avec le tissu normal, c'est dans la dernière que nous trouvons les cellules allongées et des cellules en bâtonnet au Stratum Radiatum.

Quoiqu'il me semble très probable que la morphologie des éléments interstitiels allongés, au processus de la rage et dans la zône limitante du processus de réparation, est essentiellement produit par des conditions fondamentales semblables, c'est à dire une certane adaptation de la forme de ces cellules aux prolongements nerveux, il y a pourtant dans les deux cas, des différences morphologiques dues probablement aux différences de nature et d'intensité des deux processus pathologiques. Au

Stratum Radiatum du lapin rabique les cellules allongées sont très nombreuses mais leur morphologie est plus uniforme, les formes fines en aiguille sont très rares et la plupart des cellules présente un protoplasme ramifié quoique toujours disposé dans des traînées parallèles dans la direction des prolongements nerveux. Par contre, au cours du processus de réparation, entre le cinquième et le septième jour, on ne trouve pas de grandes zônes peuplées de la même sorte d'éléments. Tout près du foyer et en contact avec les cellules granulo-adipeuses d'origine mesodermique, no en voit d'autres à formes globuleuses mais avec une tendance déjà manifeste à l'allongement et montrant en plus des prolongements quelquefois assez éténdus. Elles sont remplies de graisse colorable par le Scharlach et peuvent être considérées comme des cellules granulo-adipeuses (Abräumzellen, Körnchenzellen) très probablement de nature névroglique. Ces cellules manquent au processus rabique, mais ici, au processus de réparation, on peut trouver en s'éloignant du foyer nécrotique vers le tissu sain toutes sortes de transitions partant de ces éléments jusqu'aux fines cellules allongées qui sont représentées à la figure 5.

Fig. 5. — Couche des pyramides et Stratum radiatum à la zone plus périphérique du processus des réparation; production de cellules à bâtonnet. A, couche des pyramides où l'on voit quelques corps de dégénérescence. Bleu de toluidine.

Nous voyons donc en partant des cellules en bâtonnet ou Stäbchenzellen de la paralysie générale et passant par les éléments provenant de l'écorce sénile (fig. 3) au Stratum Radiatum du lapin, une série continue d'éléments allongés que l'on est porté à classifier dans une même catégorie surtout par le fait que les images d'adaptation aux cellules pyramidales et à leurs prolongements signalées par Cerletti et dont je donne dans ce travail des exemples extrêmes sont communes à tous les processus dont je m'occupe.

Parmi les cellules interstitielles adaptées aux prolongements pyramidaux du Stratum Radiatum, il y en a qui montrent une structure en reseaux, tout comme les Abräumzellen ou Gitterzellen et avec cela des prolongements allongés tout comme les cellules en bâtonnet. La fig. 6

représente un élément de cette sorte avec un prolongement très allongé. Aussi, à la fig. 7 ils sont rassemblés divers éléments du même type dont un a une structure en réseaux très évidente. Les noyaux sont allongés aussi. Toutes ces cellules provienent d'un cobaye opéré selon la méthode décrite. Ce sont des formations non plus de tout près du foyer mais de plus loin dans la zône limitante.

Si maintenant en étudiant les coupes de telles régions avec la coloration du

Fg. 6. — Lésion expérimentale de la corne d'Ammon d'un cobaye. 5 jours après l'opération. Zeiss, Im. hom. $^1/_{12}$, Com. Oc. 12. Bleu de toluidine. Cellule à structure en reseau très marquée adaptée au prolongement protoplasmique d'une pyramide Ammonique.

Fig. 7. — Plusieurs éléments à structure en réseau trouvés au Stratum radiatum du même cobaye. L'un des éléments est adapté à un prolongement protoplasmique.

Scharlach noux examinons ces cellules on voit qu'elles sont remplies de granulations adipeuses, lesquelles s'orientent au Stratum Radiatum dans des trainées parallèles correspondantes toujours à la structure nerveuse fondamentale. A l'examen de coupes un peu épaisses, comme celles qui est représentée á la fig. 8 on voit nettement la différence de la disposition des granulations graisseuses au Stratum Radiatum et au Stratum Oriens de la corne d'Ammon.

On remarquera que toutes les granulations graisseuses paraissent dépendre des noyaux interstitiels et qu'au Stratum Radiatum, elles sont rangées dans des trainées parallèles tandis que au Stratum Oriens, ces granulations se groupent autour des cellules névrogliques mais sans adopter une organisation spéciale.

En nous éloignant du foyer nécrotique, aux environs duquel les cellules granulo adipeuses et les produits graisseux de dégénérescence sont très abondants, ces produits sont chaque fois moins nombreux et finissent par disparaitre aux limites du tissus normal. Ils manquent même à ce que j'ai pu observer avant que les cellules allongées de la zône limitante, c'est à dire les cellules plus ressemblantes aux Stäbchenzellen aient disparu.

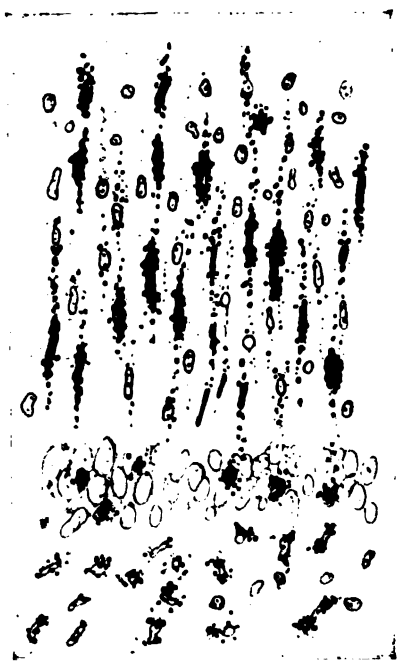


Fig. 8.—Stratum radiatum, couche des pyramides et Stratum oriens de la corne d'Ammon du lapin. Lésion expérimentale, zone limitante du processus de réparation au 7eme jour après l'opération. Scharlachrot et hematoxyline. Cette figure montre la disposition des inclusions graisseuses aux diverses couches.

On pourrait donc penser que ces cellules ne prennent aucune part au processus d'accumulation et d'élaboration des produits de dégénérescence, mais si au lieu d'employer le Scharlach on fait une coloration pour démontrer les substances protagonoïdes on s'aperçoit que, même ces cellules fines contiennent des produits dégénératifs; des substances protagonoïdes (fig. 9).

J'ai employé pour colorer ces substances l'hematoxyline Weigert sur des coupes de pièces fixées avec le mordant de Weigert pour la névroglie. Les coupes faites au congelateur ont été mordancées dans une solution saturée d'acétate de cuivre à chaud, puis lavées et colorées dans l'hématoxyline chauffée à la flamme, lavées ensuite après refroidissement et mordancées de nouveau et mises encore dans l'hématoxyline. On chauffe à la flamme quelques minutes, on laisse refroidir et l'on différencie comme pour la méthode de Weigert-Pal. C'est à peu près la même méthode qui a été suivie par Merzbacher dans ses

recherches sur les Abräumzellen et par moi-même au cours de mes recherches sur la rage.

Ce n'est pas sûr que les produits colorés de cette façon soient du protagon, d'autant plus que d'après les recherches de Reich [11] le protagon se colorerait moins intensivement que la lécithine par l'hématoxyline et perdrait rapidement la coloration par le décolorant de Pal. Aussi, Alzheimer a appelé ces produits substances protagonoïdes.

Quoiqu'il en soit, il paraît peu douteux que dans notre cas ils représentent des produits de dégénérescence.

Le fait, donc, d'avoir trouvé par mes expériences actuelles, quelques produits désintégratifs même dans les cellules allongées dépourvues de graisse semble donner un appui nouveau à l'idée exprimée dans mon travail antérieur, c'est à dire que l'adaptation et l'allongement se font dans des cellules qui, probablement, remplissent des fonctions importantes d'accumulation et d'élaboration des produits dégénératifs des structures nerveuses.

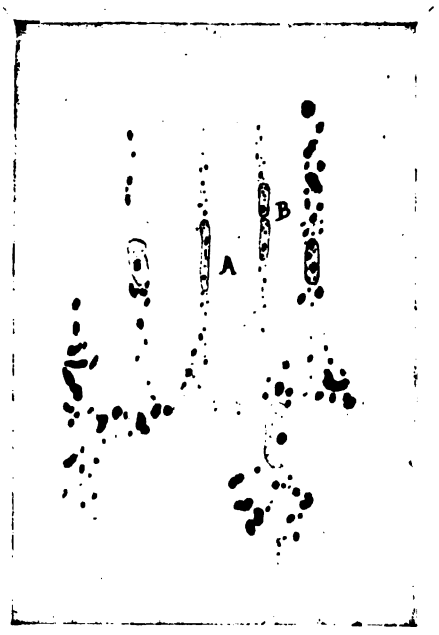


Fig. 9. — Cellules interstitielles du Stratum radiatum du lapin opéré comme à l'ordinaire. Coloration pour les substances protagonoïdes. Les cellules A et B qui contiennent des traces des substances dont il s'agit proviennent de la partie la plus externe de la zone de réparation et peuvent être classées commes des cellules en bâtonnet. 7eme jour après l'opération.

Quoique les formes de transition entre des cellules typiques névrogliques et ces éléments allongés soient très nombreuses, je ne me suis pas décidé dans mes travaux antérieurs à assurer que tous ces éléments proviennent de la névroglie. Néanmoins, la plupart semble provenir de cette source et cela quoique je n'ai pu voir de éléments allongés portant des fibrilles névrogliques.

Comme on sait, les méthodes à l'argent réduit sont capables de donner dans certaines circonstances des images très bonnes des cellules névrogliques. Ainsi, Cajal [12] et Sanchez [13] ont décrit la névroglie des vers à l'aide d'une modification du procédé de l'argent réduit de Cajal et tout récemment j'ai examiné des préparations de cerveau humain du docteur

Simarro, faites par une modification de sa méthode photographique, qui montrait la névroglie fibreuse très bien colorée tout comme dans les préparations de Weigert.

J'ai obtenu moi-même plusieurs fois sur des coupes de la corne d'Ammon du lapin lésionné expérimentalement une très bonne imprégnation

Fig. 10. — Stratum radiatum et couche des pyramides de la corne d'Ammon du lapin. Lésion expérimentale, 7 jours après l'opération. Zeiss Im. Hom. $^1/_{12}$, Leitz Oc. dess. Argent réduit selon Bielschonsky après une fixation de 24 heures. Cette figure permet de considérer d'emblée les differents éléments interstitiels à la zone limitante de réparation; des grandes cellules de névroglie en rapport surtout avec le vaisseau qui traverse le champ microscopique et des noyaux allongés orientés dans la même direction que les prolongements protoplasmiques nerveux, lesquels sont faiblement colorés. En bas de la figure les noyaux des pyramides sont aussi colorés.

des cellules de névroglie auprès du foyer nécrotique par la méthode de Bielschowsky dans des pièces qui avaient été fixées seulement vingt-quatre heures en formaline.

Le figure 10 représente un champ microscopique provenant d'une telle

préparation. Les prolongements protoplasmiques des cellules pyramidales dont les noyaux sont groupés au bas de la figure sont colorés faiblement mais permettent néanmoins d'apercevoir leur parcours parallèle constituant le Stratum Radiatum. Un vaisseau capillaire traverse cette couche anatomique et l'on voit deux sortes d'éléments interstitiels dont les uns peuvent être identifiés immédiatement avec les éléments allongés dont il est question. Ici, seulement, dans quelques cellules le protoplasme est nettement coloré mais les noyaux allongés et orientés strictement selon les prolongements protoplasmiques pyramidaux, suffisent pour être reconnus. D'un autre côté, il y a grand nombre de cellules de névroglie de dimensions et structures anormales dont les rapports de la plupart d'entre elles avec le vaisseau sont très évidents. Dans ces préparations je n'ai jamais pu démontrer des fibres névrogliques dans les cellules allongées. Un résultat très semblable m'a été fourni par la méthode Da Fano avec fixation dans du nitrate de pyridine et coloration avec l'hématoxyline phototungstique de Mallory. Ici aussi, quoique les fibrilles des cellules névrogliques vasculaires et d'autres dans les tissus, fussent évidentes, je n'ai pas vu d'exemples d'éléments décidément allongés avec des fibres névrogliques.

Il semble exister ici une division des éléments interstitiels en deux catégories, les cellules névrogliques à fibres, à forme étoilée en connexion avec les vaisseaux et les éléments allongés orientés selon la direction des prolongements nerveux. Quoique nous n'ayons pas insisté beaucoup sur ce fait dans notre travail antérieur, à cause que la méthode de Nissl dont je me servais alors pour ma description, ne montre pas avec une telle netteté la conformation des cellules de névroglie, déjà la figure 5 provenant de notre travail antérieur montre les deux sortes de cellules.

Si maintenant nous examinons encore une fois la figure 8 dans laquelle les granulations colorées par le Scharlach sont disposées dans des trainées correspondantes à la direction des prolongements nerveux, nous ne voyons pas de traces correspondantes aux cellules névrogliques étoilées. Pourtant la coupe représentée à la fig. 10 provient de la même pièce que la coupe de la fig. 8. C'est que les grandes cellules névrogliques, ici, n'ont que très faiblement la fonction de l'accumulation et l'élaboration des produits désintégratifs. Ces fonctions reviennent surtout aux cellules allongés et en bâtonnet.

A première vue, cette différenciation si manifeste des deux sortes d'éléments interstitiels semblent plutôt constituer un argument contre l'hypothèse de l'origine névroglique des cellules en bâtonnet, mais le fait que dans le processus pathologique de la rage cette division nette entre les deux sortes d'éléments ne soit pas possible, le fait surtout des transitions

évidentes entre les cellules névrogliques à fonctions phagocytaires et des cellules allongées en bâtonnet semblent concluants.

Ce serait la névroglique qui, à la limite du processus de réparation et tout en remplissant les deux fonctions différentes de soutenement dans ses connexions avec les vaisseaux d'un côté, et d'un autre l'absorption et l'élaboration des produits dégénératifs des éléments nerveux formerait et les grandes cellules à fibres et les cellules allongées en bâtonnet.

Si ces cellules allongées dont il est question, adoptent leurs formes typiques par une adaptation nécessaire pour l'accomplissement de leur fonction phagocytaire, elles deviendraient par cela seulement une forme des Abräumzellen selon Merzbacher [14] car il place dans cette catégorie toutes les cellules ayant la fonction d'incorporer, d'élaborer et d'enlever au système nerveux central, des produits de désintégration formés ou amorphes.

Selon Cerletti et d'après les dernières vues de Marinesco, les cellules de névroglie n'ont pas au système nerveux des fonctions phagocytaires et les cellules granulo-adipeuses ou Gitterzellen proviendraient toutes des éléments mesodermiques. D'un autre côté, les travaux spéciaux modernes tels que celui de Merzbacher [14] de Marchand [15] et celui tout récent de Held s'accordent pour conférer un certain pouvoir phagocytaire aux cellules névrogliques et voient en elles une des sources des cellules granulo-adipeuses ou Körnchenzellen ou Abräumzellen. Ces auteurs accordent aussi un certain amiboïdisme aux cellules névrogliques et tant Merzbacher comme Marchand décrivent des adaptations de cellules névrogliques granuleuses aux gaines mielyniques de la moelle épinière au cours des processus d'accumulation et d'élaboration des produits dégénératifs.

Held nous montre un processus par lequel des cellules névrogliques du tissus se chargent de granulations, acquièrent des mouvements amiboïdes pour traverser enfin la membrane limitante et pour arriver jusqu'aux espaces lymphatiques périvasculaires et piales. Mes recherches actuelles tendent à me confirmer sur mon opinion émise dans mon travail antérieur que la forme allongée des cellules interstitielles névrogliques au Stratum Radiatum n'est qu'un cas particulier de l'adaptation amiboïde que les cellules névrogliques développent en accomplissant des fonctions phagocytaires. Le fait que j'ai pu dernièrement constater de la séparation des cellules de névroglie dans les deux groupes de cellules à fibres et cellules allongées granuleuses est aussi tout semblable à ce que décrit Marchand au travail mentionné ci-dessus. Il se demande même si les cellules qui donnent origine à des grandes cellules névrogliques avec production de fibres et celles qui produisent des cellules à fonctions phagocytaires ne constituent pas tout d'abord des éléments différents.

La grande plasticité que la névroglie montre dans ces conditions observées et reproduites par moi, et le fait d'être cette plasticité seulement une fonction partielle en rapport avec les activités phagocytaires de la névroglie montre jusqu'à quel point ce tissus à des fonctions différentes de celles qu'on est habitué à l'attribuer comme élément de soutènement, comme d'ailleurs presque tous les travaux modernes de Lugaro [17], Merzbacher [14], Marchand [15], Held [16], semblent accepter.

Le fait que nos cellules dans les formes extrêmes se ressemblent de beaucoup avec les cellules en bâtonnet de Nissl, nous a paru apporter un intérêt spécial au point de vue de l'éclaircissement de la genèse des Stäbchenzellen.

Toujours encore, les histologistes discutent au sujet de l'origine mesodermique ou ectodermique de ces cellules.

Recemment, Rondoni [18] par exemple, penche du côté de l'opinion de Alzheimer [4] selon laquelle les cellules en bâtonnet seraient des éléments adventitiels détachés des vaisseaux, tandis que Perusini [9] apporte en faveur de l'origine névroglique une donnée intéressante; la formation de «Rasen» mixtes de cellules névrogliques et de Stäbchenzellen. D'autre part, Sträussler [19] a trouvé des fibres de névroglie dans des éléments en bâtonnet du cervelet et les recherches de Cerletti [5] dont j'ai confirmé maintes fois l'exactitude sur les rapports entre les cellules en bâtonnet et les cellules pyramidales de l'écorce paralytique, ajoute encore des arguments pour la justesse de cette opinion.

Par contre, il y a un fait bien établi et dont Alzheimer [4] a donné des figures, celui du détachement des cellules adventitielles des vaisseaux faisant semblant de pénétrer dans les tissus. Ce fait par lui seul peut certifier qu'au moins dans ce cas, les Stäbchenzellen avaient une origine mesodermique.

Peut-être donc que ces éléments allongés peuvent provenir des deux sources des cellules mesodermiques et ectodermiques peu différenciés comme il arrive au sujet des Körnchenzellen.

Si au lieu de discuter leur origine nous tachons expérimentalement de déterminer les conditions de leur genèse morphologique, nous trouvons que dans certaines conditions, ces éléments se présentent comme l'expression morphologique extrême des fonctions phagocytaires et amiboïdes des cellules interstitielles exercées sur des structures spéciales. Ces fonctions étant communes aux deux sortes d'éléments mesodermiques et ectodermiques il ne paraît pas impossible que leur accomplissement puisse des fois donner lieu à des éléments morphologiquement identiques quoique d'origines diverses.

Néanmoins dans nos recherches, et malgré que les cellules allongées

ne portent pas des fibrilles névrogliques, il semble qu'elles dérivent surtout de la névroglie.

Il n'est pas aisé de décider jusqu'à quel point cette interprétation donnée par moi à la formation des cellules allongées et en bâtonnet puissent s'étendre pour l'explication de la forme des Stäbchenzellen à l'écorce humaine. Il semble non obstant qu'étant donné que les Stäbchenzellen ressemblent extraordinairement à certaines de nos cellules, et que les rapports d'adaptation qu'elles ont avec les cellules pyramidales sont semblables à ceux que j'ai observé au Stratum Radiatum, l'explication de leur origine puisse être la même.

Le Stratum Radiatum du lapin n'a d'autres avantages pour cette étude sur l'écorce ordinaire que d'être formé par une structure bien définie, qui doit nécessairement produire des cellules allongées s'il est vrai que les cellules interstitielles, dans certaines conditions pathologiques, s'adaptent aux structures nerveuses.

La corne d'Ammon de l'homme présente aussi dans les cas de paralysie générale que j'ai observés une grande quantité de Stäbchenzellen adaptées aux prolongements pyramidaux. Ici aussi, l'orientation des Stäbchenzellen change avec le changement de l'architecture nerveuse.

Note. Dans le numero du mois de Mars de Folia Neurobiologica, M. Perusin publie une analyse de mon travail sur la formation des cellules à bâtonnet. M. Perusini «se permet» quelques remarques qui me semblent injustes dans leur fond et dans leur forme. Il m'accuse d'avoir interpreté infidélement le travail de Cerletti sur le même sujet et il suggére même que M. Cerletti ne doit pas «être trop content de ce qu'on lui fait dire et qu'il n'a pas dit du tout». En se plaignant toujours du malheur qu'a ce travail de M. Cerletti d'être mal compris, M. Perusini m'associe avec un autre auteur pour fondre finalement sur lui et par conséguent sur moi, avec un «c'est vravement trop fort» d'indignation. Certainement ce n'est pas ici le lieu ni l'occasion de répondre convenablement à l'indignation de M. Perusini, mais voici pour le reste.

Je n'ai pas méconnu l'importance du travail de M. Cerletti, et si j'ai considéré plutôt son hypothèse, c'est à cause qu'elle est le point intéressant pour mon travail, mes opinions ayant des points communs avec ceux de cet anteur. Le critique m'accuse de donner comme une explication de M. Cerletti ce qu'il n'a donné que comme une hypothèse. M. Cerletti finit le travail avec cette hypothèse à laquelle il dedie à peu prés une page. Son attitude envers son hypothèse ne peut pas être meconnue; «et voici comment de façon hypothétique l'on peut concevoir le determinisme morphologique des cellules à bâtonnet». Ainsi inmédiatement après avoir parlé de sa façon d'expliquer tel mecanisme, j'ai ajouté. «Voici brièvement esquissés les faits et les hypothèses précédents». Le critique n'a pas consideré cette phrase.

Lorsque j'écrivis que la Chronische Erkrankung des cellules nerveuses *serait* l'affection la plus apte à produire des cellules à bâtonnet parmi les cellules névrogliques satellites, je n'ai pas dit que l'auteur ait affirmé que la Chronische Erkrankung *soit* l'affection, etc. C'était plutôt une considération surgissant des faits apportés par Cerletti, et en fait Cerletti lui même base son essai d'explication hypothétique sur l'image des rapports entre cellule nerveuse atteinte de la Chronische Erkrankung et le tissu ambient.

C'est dommage que le critique de Folia Neurobiologica n'ait pas saisi certaines nuances.

BIBLIOGRAPHIE

1. *Achúcarro.* Zur Kenntniss der pathol. Histol. der Zentralnerv. bei Tollwth. Histol. und histopat. Arb. III, Bd. I H., 1909.
2. *Achúcarro.* Sur la formation des cellules à bâtonnet., etc. *Trav. du Lab. recherches biol.* Madrid, 1908.
3. *Nissl.* Ueber einige Beziehungen zwischen Nervenzellenerkrankungen und gliösen Erscheinungen bei verschiedenen Psychosen (Arch. für Psychiatrie. Bd. 32, 1899).
4. *Alzheimer.* Histologische Studien zur Differential Diagnose der progressiven Paralyse. Histol. und histopat. Arbeiten I. Bd., 1904.
5. *Cerletti.* Sopra alcuni rapporti tra le cellule a bastoncello (Stäbchenzellen) etc. Riv. sperim. di frenatia, 1905.
6. *Alzheimer.* Zentr. f. Nervenk. u. Psych. Bd. 30, 1907.
7. *Fischer.* Miliare Nekrosen mit drüsigen Wucherungen, etc. Monatschr. für Psych. u. Neurol., Bd. XXII, 1907.
8. *Bonfiglio.* Di speciali reperti in un caso de probabili sifilide cerebrale. Rivista sperimentale di frenatria, 1908.
9. *Perusini.* Ueber Klinisch. u. histolog. eigenartige psych. Erbst. Histol. u. histopat. Arb. Bd. III, 2 H., 1909.
10. *Farrar.* On the fenomena of repair in the cerebral cortex. Histol. u. Histopat. Arbeiten. Bd. II, 1908.
11. *Reich.* Journal f. Psych. u. Neurol. Bd. 8, 1906-7.
12. *Cajal.* Neuroglia y neurofibrillas del lumbricus. *Trab. del Lab. de investigaciones biol. de Madrid*, tomo III, pág. 277, 1904.
13. *Sánchez.* El sistema nervioso de los hirudíneos. *Trab. del Lab. de investigaciones biol. de Madrid*, tomo VII, pág. 31, 1909.
14. *Merzbacher.* Untersuchungen über die Morphologie u. Biologie der Abräumzellen. etc. Histolog. u. histopat. Arbeiten III, Bd. 1. H., 1909.
15. *Marchand (P).* Untersuchungen über die Herkunft der Körnchenzellen der Zentralnervensystems. Beitr. z. path. Anat. u. z. allg. Path., 1909.
16. *Held.* Ueber die Neuroglia marginalis der menschlichen Grosshirurinde, Monatschr. f. Psych. u. Neurol. Flechsigs Festschrift, 1909.
17. *Lugaro.* Sulle funzioni della nevroglia. Riv. di patol. nevrosa e mentale, 1908,
18. *Rondoni.* Beiträge zum Studiem der Entwicklungskrankleiten des Gehirns. Arch. f. Psych., 1909.
19. *Sträussler.* Die histopathologischen Veränderungen des Kleinhirns bei prog. Paralyse. Jahrb. f. Psych. u. Neurol. Bd. XXVII, 1906.

NOTA SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA RETINA DE LA MOSCA

(M. vomitoria L.)

POR

S. R. CAJAL

Las recientes notas de Vigier á la Sociedad de Biología de París acerca de la textura y fisiología del ojo de los muscidos, en una de las cuales (1) se consignan resultados interesantes obtenidos con el método de Golgi, nos recuerdan que desde el año 1897 poseemos nosotros una colección de cortes de los ganglios ópticos y retina de los dípteros impregnados por el citado proceder, en donde aparecen algunos hechos consignados por el naturalista francés y otros mucho más ó menos claramente descritos y dibujados por Viallanes (2), Ciaccio (3), Patten (4), Crevatin (5), Radl (6), y sobre todo por Kenyon (7), primer autor que ha aplicado al argumento el método del cromato argéntico.

(1) *Vigier:* Sur l'existence réelle et le rôle des appendices piriformes des neurones. Le neurone périoptique des diptères. *Compt. rend. de la Societé de Biologie*, tomo LXIV, 1908.

— *Ibid.* Sur les terminaisons photoréceptrices dans les yeux composés des Muscides. *Comp. rend. de la Societé de Biol.* Séance, 16 Sep., 1907.

(2) *Viallanes:* Le ganglion optique de la Libellule. *Anal. de scien. nat. Zool.*, 6e série, tomo XVIII, art. 4, 1885.

— Le cerveau de la Guêpe. *Ibid.* 7e série, tomo IX, 1886.

— Le cerveau du Criquet, etc. *Ibid.* 7e série, tomo IV, 1888, etc.

— Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. *Annal. scien. Nat.* 2e série, tomo XIV, 1893.

(3) *Ciaccio:* Sopra il figuramento e struttura delle Faccette della cornea et sopra i mezzi refrattivi degli occhi composti delle Muscidae. *Real Accad. delle Scienze dell Instit. di Bologna*, 29 Aprile, 1888.

(4) *W. Patten:* Eyes of Molluscs and Arthropods. *Mitheilungen aus der zoologichen Station zu Neapel.* Bd, VI, 1886.

(5) *Crevatin:* Dell intima struttura degli occhi delli Sfingi. Richerche fatte nel Lab. di Anat. norm. della R. Università di Roma, etc., vol. V, fasc. 1. 1895.

(6) *Radl:* Ueber den Bau und die Bedeutung der Nervenkreuzungen im *Tractus opticus* der Arthropoden. *Sitzungsberichte der Kön. böhmischen Gesellsch. d. Wissensch. Math. natur. Classe*, 1899, Prag.

(7) *Kenyon:* The optic lobes of the Bees Brain in the licht recent neurological methods. *Amer. Naturalist*, vol. 31, 1897. (Sólo por breves extractos conocemos esta Memoria de Kenyon, la cual no hemos podido adquirir á pesar de largas y reiteradas gestiones).

La estructura de la retina de los insectos es tema de extraordinaria dificultad. Para avanzar sobre el estado en que dejaron la cuestión los histólogos que, como Grenacher (1), Exner (2), Berger (3), Bellonci (4), Cucatti (5) y más modernamente Patten, Viallanes y Hesse (6), trabajaron con los métodos comunes (carmines, hematoxilina, anilinas), es preciso servirse de la técnica específica del tejido nervioso, singularmente de los procederes de Ehrlich, Golgi y neurofibrillares, porque sólo esta técnica, de ser aplicable, podría revelarnos la verdadera morfología de las neuronas y la marcha y modo de enlace de los conductores nerviosos.

Ningún autor, que nosotros sepamos, ha aplicado con éxito en los dípteros el proceder de Ehrlich. Tampoco en nuestras manos ha dado resultados interesantes. Los métodos neurofibrillares, reiteradamente ensayados estos últimos años por nosotros, no dan en el lóbulo óptico sino frutos precarios. No obstante, en la retina propiamente dicha se obtienen algunas coloraciones expresivas y de bastante interés para la averiguación de la marcha de los rabdomas.

Hemos debido atenernos, pues, de preferencia á las fragmentarias revelaciones del cromato de plata, usado ya con éxito por Kenyon y recientemente por Vigier. Por desgracia, este método resulta en la retina de los muscidos mucho más caprichoso é inconstante que en los órganos nerviosos centrales, aun utilizando el líquido fijador bicromatico-formólico, sugerido por Kopsch (7) para el estudio de la retina de los cefalopodos y aprovechado ventajosamente por Kenyon. Las especies de la familia *muscidae* sobre que han recaído nuestras observaciones, son: la *M. sarcophaga carnaria L.*, la *M. caesar L.*, la *M. domestica*, y muy principalmente la *M. vomitoria L.*, donde hemos logrado las mejores preparaciones.

Por una veleidad incomprensible de la reacción, ocurre á menudo no

(1) *Grenacher: Klin. Monatsblätter f. Augenheilk.*, 1897.
— Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, 1879. Götingen.
(2) *Exner:* Die Physiologie der facettirten Augen, 1891. Leipzig. u. Wien.
(3) *Berger:* Untersuchungen uber den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. *Arbeit. d. Institut. Wien.* Bd. 1.
(4) *Bellonci:* Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della Squilla Mantis. *Accad. delle Scienze.* Bologna, 1882.
— Intorno al G. ottico degli Artropodi superiori. *Intern. Monatsch. f. Anat. u. Physiol.* Bd. III, 1886.
(5) *Cucatti:* Ueber die Organisation des Gehirns des Somomya eritrhocephala. *Zeitsch. f. wissensch. Zool.* Bd. 46, 1888.
(6) *R. Hesse:* Untersuchungen uber die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. *Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 70, 1901.
(7) *Kopsch:* Das Augenganglion der Cephalopoden. *Anatomischer Anzeiger.* Bd. XI, n° 12, 1895.

obtener absolutamente ningún resultado positivo; y aun en las preparaciones en que por fortuna las fibras de la retina y las fibras y arborizaciones del ganglio óptico se presentan impregnadas, sorprende el notar que ningún soma ó cuerpo neuronal ha atraído el depósito metálico, deficiencia que, por lo insistente, motiva dudas y vacilaciones sobre el número y disposición de las neuronas intercaladas en la vía óptica, y acarrea, por tanto, dificultades, á veces insuperables, de interpretación.

Supuestas tales limitaciones, á nadie sorprenderá nuestro atraso en el conocimiento de la retina y lóbulo óptico de los artropodos, no obstante las valiosas y recientes contribuciones de Kenyon y Vigier, ni que, por tanto, los hechos bien observados de conexión interneuronal sean pocos y de escaso rendimiento, tanto para fundar una concepción racional acerca de la función visual de los insectos, como para servir de piedra de toque en la apreciación y crítica de las teorías reinantes sobre la visión de los ojos en mosáico.

Tales son las razones que nos habían obligado á demorar la publicación de nuestras ya antiguas observaciones, siempre en espera de obtener mejores éxitos en futuras tentativas, ó de aplicar métodos más ventajosos. Las observaciones de Vigier, coincidentes con las nuestras, y el natural deseo de no perder enteramente el fruto de nuestra labor, nos animan, sin embargo, á anticipar ahora algunas notas sobre los resultados obtenidos por nosotros en los muscidos, usando los procederes de Golgi y neurofibrillares.

Consta, según es bien sabido, el aparato óptico de los muscidos, de seis partes principales: 1.°, el *órgano refractor* del ojo compuesto, constituído por las corneolas y lós conos cristalinos; 2.°, el *órgano fotorreceptor* representado por un grupo de siete bastones ó *rabdomas*, contenido en cada ojo elemental ú *ommatidia*; 3.°, la *lámina ganglionar externa* (*capa de los granos externos*), primera estación ó punto de articulación de las fibras ópticas; 4.°, el *nervio óptico*, es decir, una vía conductriz que junta la estación de los granos externos con el lóbulo óptico; 5.°, el *lóbulo óptico* (*masa medular externa* de Viallanes), órgano nervioso donde reside la segunda estación visual y donde se terminan ciertos bastones ó sus *rabdomas*; y 6.°, la *masa medular interna* de Viallanes, ó tercera estación óptica visual equivalente acaso al lóbulo óptico de los vertebrados inferiores. (Véase la fig. 1, donde presentamos esquemáticamente el conjunto del aparato visual de la mosca).

Esta nomenclatura es sumamente defectuosa por estar basada sobre groseros caracteres exteriores, incapaces de revelarnos las homologías y analogías entre el aparato óptico de los insectos y el de otros articulados y de vertebrados inferiores. Al final de este trabajo propondremos una

nomenclatura más racional y más conforme con la estructura y significación fisiológica de los órganos visuales de los artropodos.

1.° Aparato refractor y aparato fotorreceptor. — No nos detendremos por ahora en el estudio minucioso de estos órganos del ojo compuesto de los insectos.

En estos temas, nuestras observaciones confirman en sus líneas gene-

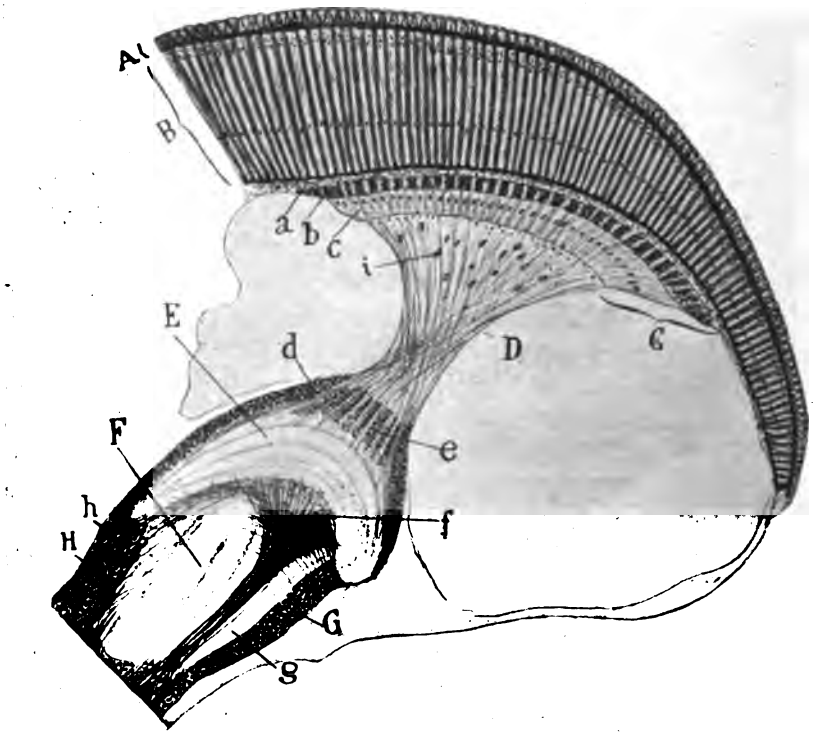


Fig. 1. — Corte frontal de un ojo y lóbulo óptico de la *M. vomitoria*. — A, Capa de las corneolas y pseudoconos; B, Capa de los bastones y rabdomas; C, Perióptico ó lámina ganglionar externa, con sus tres subzonas *a*, *b*. *c*, llamadas respectivamente, fenestrada, de los granos y plexiforme; D, Nervio óptico; E, Lóbulo óptico (epióptico ó masa medular externa); F, Masa medular interna; *d*, *e*. Subzona de células amacrinas del lóbulo óptico; G, Masa ganglionar posterior; H, Masa ganglionar anterior; *g*, ganglio laminar ó capa plexiforme superficial de la masa medular interna; *f*, Región del llamado kiasma interno.

rales los resultados obtenidos por Grenacher, Ciaccio, Carrière, Hickson, Hesse, y sobre todo por Vigier.

Aquí sólo recordaremos que en los muscidos, cuyos ojos responden al tipo *pseudocono* de Grenacher, existe bajo la corneola una cavidad en forma de copa, en cuyo fondo se terminan los cabos ensanchados de las

rabdomeras ó fibrillas fotorreceptoras. Esta diminuta copa ó cámara obscura elemental, contiene en su eje un cilindro, especie de cono cristalino transformado (Grenacher, Hickson, Ciaccio, etc.), y en su periferia un líquido transparente. Es el *pseudocono* de Grenacher (fig. 2, C).

El *aparato fotorreceptor* consta esencialmente de células retinianas ó bastoncitos, de los cuales se cuentan siete por ommatidia ú ojo elemental (fig. 1, B).

Afectan estos bastones forma de prisma irregular, son larguísimos, tan largos como las ommatidias y están dispuestos en haz, cuya sección exhibe la forma de corona. En el eje de este fascículo de bastoncitos percíbese una cavidad de contorno festoneado, cuyos festones, formados de una substancia refringente, representan la sección óptica de ciertos listones ó crestas diferenciados en el seno del protoplasma bacilar. Considéranse estos listones, que han tomado el nombre de *rabdomas ó rabdomeras*, como la porción de los bastones especialmente organizada para impresionarse por la luz y transmitir los impulsos recibidos á lo largo de la ommatidia (fig. 2, F).

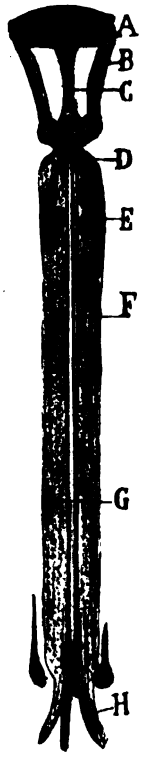


Fig. 2. — Corte axial del aparato refractor y fotorreceptor de un ojo elemental de muscido. Coloración por la hematoxilina ferruginosa.—A, Corneola; B, Pared celular de la diminuta cámara obscura; C, Pseudocono central; D, Extremidad ensanchada de los rabdomas; E, Núcleos de los bastones; F, Cavidad central de la ommatidia y listones ó rabdomas que la limitan; G, Núcleo de uno de los bastones; H, Fibras ópticas, en continuación con los bastones y sus rabdomas.

Como indicó Ciaccio y ha descrito perfectamente Vigier, las rabdomeras se terminan cerca del ojo elemental, á favor de una maza intensamente coloreable por la hematoxilina ferruginosa. De todo el material que compone el bastón, sólo esta prolongación del listón interior ó *rabdoma* sale al encuentro de la luz. Es, pues, natural considerarlo como el verdadero aparato fotorreceptor (fig. 2, D).

Los bastones son células perfectas, cuyos núcleos se perciben perfectamente. No yacen éstos á un mismo nivel; cinco de ellos residen cerca de la cámara obscura elemental (fig. 2, E); uno yace algo más abajo, y otro, en fin, habita profundamente hacia la mitad ó más abajo de la ommatidia (fig. 2, G).

Un plexo apretado de expansiones de células pigmentarias, cuya di-

rección preferente es perpendicular á la retina, rodea los fascículos de bastones, á fin de aislar ópticamente los pertenecientes á una ommatidia de los correspondientes á las vecinas. Al nivel del límite inferior de la capa de las células visuales, un corpúsculo pigmentario de forma globosa se interpone en el hueco del haz de bastoncit[illegible]obligando á éstos á apartarse para invadir separados las zonas del p[illegible]tico. En fin, entre dichos haces retinianos marchan gruesos tallos traqueales.

2.° Capa de los granos externos (*periopticón* de Hickson, *Körnerschichte* de Berger, *lámina ganglionar* de Viallanes, etc.).—Esta zona, que recuerda enteramente la de los granos externos de la retina de los vertebrados y cefalópodos, abarca en realidad tres formaciones ó capas accesorias concéntricas, á saber: *a*) la *subzona fenestrada*; *b*) la *subzona de los granos ó núcleos*; *c*) y en fin, la *subzona plexiforme*.

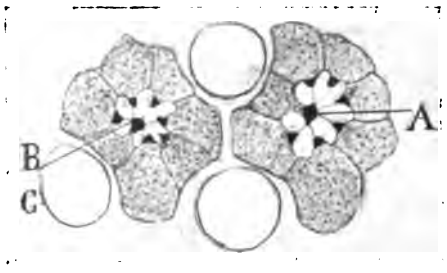


Fig. 3.—Corte transversal de dos ommatidias. Hematoxilina ferruginosa. Obj. 1'30 apocr. Zeiss.—A, B, Rabdomas centrales; C, Corte de las tráqueas.

a. **Subzona fenestrada** (fig. 1, *a* y fig. 4, B).—Así designada por el gran número de agujeros correspondientes á la sección de gruesas tráqueas que esta zona presenta en los cortes horizontales de la retina. Cada tronco traqueal camina más ó menos paralelamente al plano profundo del ojo, enviando por ramificación en ángulo recto multitud de ramos radiales paralelos, situados entre las *ommatidias*, y que, adelgazándose sucesivamente, acaban en punta cerca del aparato refractor. Esta empalizada regular de tráqueas se impregna con frecuencia mediante el cromato de plata, que, en cambio, no tiñe ni poco ni mucho (y ello representa grave deficiencia) los bastoncitos ó rabdomas residentes en cada ommatidia ú ojo elemental.

Según aparece en la fig. 4, B, destacan en la subzona fenestrada algunos núcleos diseminados que no sabemos á qué orden de células correspondan. Quizás pertenecen á tráqueas ó á corpúsculos neuróglicos.

Por entre las tráqueas descienden al subestrato subyacente las células visuales ó bastones (rabdomas), que son espesos y marchan trazando ligeras flexuosidades. Como luego veremos, las fibras emanadas de varias ommatidias convergen en la frontera de la subcapa plexiforme ó tercera, para constituir fascículos radiados.

Por excepción, en fin, hemos observado en la subzona fenestrada algunas fibras nerviosas centrífugas, ramificadas y transversalmente dirigidas.

b. **Subzona de los granos externos.**—Es la principal de la *lámina ganglionar ó periopticón* de los autores. Ya en las preparaciones de Nissl ó de la hematoxilina ferruginosa muéstranse en esta zona conglo-

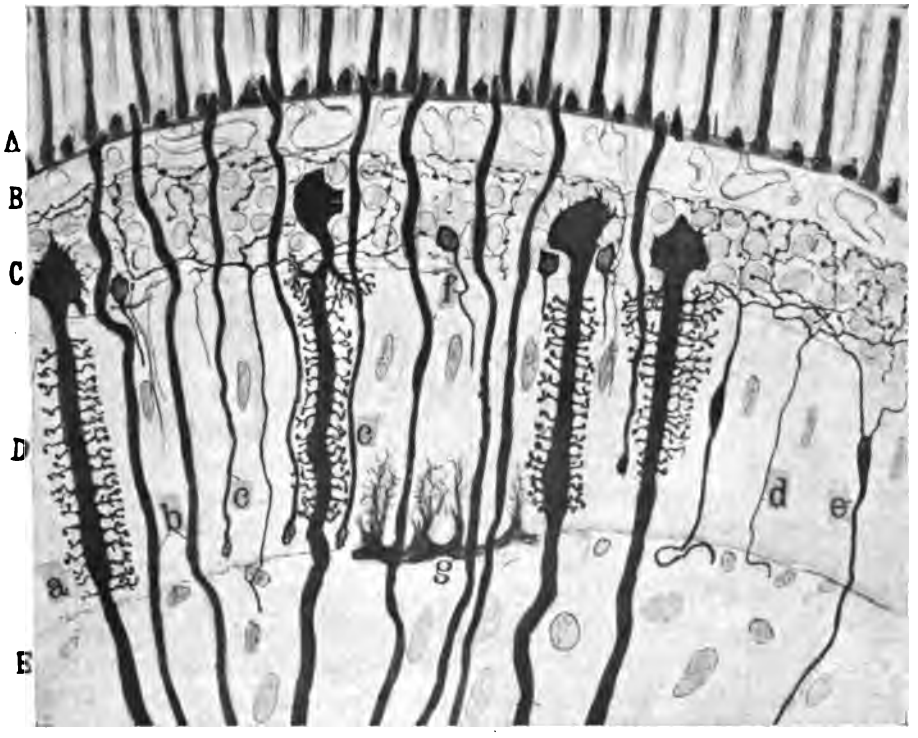


Fig. 4. — Trozo de un corte frontal del perióptico ó lámina medular externa de la *M. vomitoria.* Método de Golgi. — A, Capa de los bastones; B, Subzona fenestrada; C, Subzona de los granos; D, Subzona plexiforme; E, Nervio óptico; *a*, Tallo espinoso de las neuronas gruesas del perióptico; *b*, Fibras ópticas largas; *c*, Fibras ópticas cortas; *d*, *e*, Fibras centrífugas; *f*, Pequeños elementos monopolares; *g*, Corpúsculos neuróglicos.

merados de núcleos apretados dispuestos en series radiales que recuerdan en un todo los granos externos ó cuerpos de las células visuales de los vertebrados (fig. 1, *b*).

Neuronas periópticas.—A Vigier corresponde el mérito de haber publicado primeramente la verdadera morfología de los corpúsculos ganglionicos, residentes en esta subzona y que reproducimos en la fig. 4, C. Estas neuronas son monopolares, robustas, poseen un soma algo irregu-

lar, situado en planos diversos de la estratificación granular y una muy robusta expansión descendente radial, que cruza rectilíneamente la subzona plexiforme, continuándose hasta el lóbulo óptico. De su interesante comportamiento al nivel de esta última subzona, trataremos más adelante.

Pequeñas neuronas. — A más de este tipo celular robusto, alguna vez hemos impregnado también un corpúsculo más pequeño, pobre en protoplasma, de forma monopolar, cuya expansión descendente fina parecía perderse en la capa plexiforme subyacente (fig. 4, *f*). La rareza con que esta variedad celular se nos ha mostrado, nos impide el puntualizar sus propiedades. Por lo demás, tales corpúsculos muéstranse teñidos á menudo en los preparados de la hematoxilina ferruginosa (fijación previa en bicromato potásico), disponiéndose en una hilera bastante regular situada inmediatamente por debajo de los somas de las neuronas precedentes. Elementos igualmente diminutos residen también por cima de estas voluminosas células. Posible es que si algún día el cromato de plata revela completamente la morfología de tan pequeñas células, haya motivos para homologizarlas con los corpúsculos horizontales de la retina de los vertebrados.

Fibras centrífugas.— En muchas de nuestras preparaciones aparece en la subzona que nos ocupa un factor nervioso no mencionado por los autores, y que, á nuestro juicio, tiene su homología en las fibras centrífugas descritas por Lenhossék (1) en la retina de los cefalópodos (fig. 4, *d*, *e*).

Trátase de un plexo de fibras nerviosas finas notablemente varicosas, extendido por entre los somas de las células monopolares, con las cuales establecen íntimo contacto. Entre las ramas del plexo, dominan las paralelas á la subzona que nos ocupa, pudiendo seguirse á veces en una extensión superior á la mitad de la retina. Estas fibras tangenciales, notablemente varicosas, corren de ordinario por el límite inferior de los granos, aunque no faltan algunas situadas en el superior. En su camino emiten colaterales flexuosas insinuadas de preferencia entre los somas de las pequeñas neuronas monopolares (fig. 4, *d*).

Persiguiendo el tallo, cuya descomposición origina el citado plexo, se nota que consiste en una fibra radial, moderadamente espesa, que se prolonga á través de la capa plexiforme, perdiéndose entre los robustos conductores del nervio óptico. Al nivel de la primera zona plexiforme, dicho tallo nervioso exhibe un espesamiento ovoideo que semeja un soma neuronal (fig. 4, *e*). No habiendo percibido nunca en este engrosamiento un vacío que pueda corresponder á un núcleo, no osamos atribuirle la significación de cuerpo celular.

(1) *M. v. Lenhossék:* Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. *Arch. f. micros. Anat.* Bd. 47, 1896.

c. **Subcapa plexiforme.** — Es la más espesa de la lámina ganglionar perióptica, y afecta, en los preparados comunes, el aspecto de la *substancia puntiforme* (*Punksubstanz* de Leydig), ó mejor dicho plexiforme, de los ganglios de invertebrados. Destacan á distancia y en fila regular unos núcleos ovoideos extendidos en sentido radial y separados por unas formaciones prismáticas granulosas de aspecto enigmático, que Viallanes designó *neurommatidias*, y que Vigier estima como el punto de articulación de los rabdomas retinianos con las células monopolares periópticas.

El método de Golgi permite reconocer claramente en esta zona tres factores constructivos: *las células epiteliales*, ó de sostén; *las expansiones descendentes de los granos*, y las *fibras descendentes de los bastones* y rabdomas.

a. *Células epiteliales.*—Yacen entre los paquetes de fibras ópticas y se asemejan á las fibras de Müller de la retina de los vertebrados. Como mostramos en la figura 5, trátase de corpúsculos prismáticos, voluminosos, tan largos como la subzona plexiforme, cuyo protoplasma, de aspecto granuloso, aparece surcado de estrías y relieves longitudinales irregulares. Su cabo profundo se ensancha en forma de cono, de cuya base surgen laminillas y apéndices ramificados, que trazan pequeños arcos de concavidad externa, divididos y penetrantes en la subzona plexiforme (B). También el cabo superficial se comporta de igual manera, diferenciándose solamente del extremo interno en que es algo más voluminoso y emite expansiones arqueadas más largas y ramificadas (A). Algunas de ellas son ascendentes y se insinúan entre los granos. Finalmente, en el tercio externo del soma estos corpúsculos epitélicos presentan una mancha clara ovoidea que corresponde verosímilmente al núcleo (*a*), pues coincide en forma, posición y distancia, con los órganos nucleares exhibidos por los preparados comunes al nivel de la subzona plexiforme.

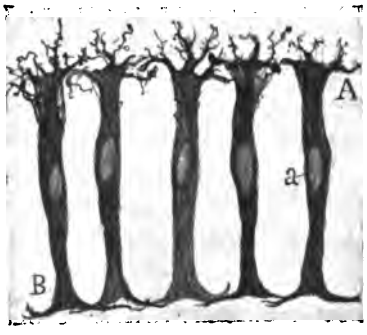


Fig. 5. — Células epiteliales ó de sostén de subzona plexiforme del periópticо. — A, Cabo externo de estos corpúsculos, situado en la frontera de la subzona de los granos; B, Cabo inferior; *a*, Núcleo. (Método de Golgi).

En efecto, los cortes teñidos con hematoxilina ferruginosa, por los procederes tricrómicos de Cajal y de van Gieson y, mejor aún, por el licor de Unna-Pappenheim, revelan que los referidos núcleos destacados en

la capa plexiforme yacen dentro de masas protoplásmicas radiadas y cilindroides (la *pironina* del líquido de Unna-Pappenheim colorea este protoplasma en rosa intenso). Estas preparaciones muestran, además, que las referidas células no se hallan nunca dentro, sino entre los hacecillos de fibras ópticas.

b. *Fibras ópticas ó rabdomas de paso.*—En los huecos que dejan las células epitélicas residen los paquetes de rabdomas y el tallo ó axon de los corpúsculos monopolares de la subzona vecina. Espesos, ondulados y con engrosamientos fusiformes mientras circulan por las zonas precedentes, los rabdomas se hacen rectos y lisos durante su tránsito por la capa plexiforme externa, á la que no suministran ninguna ramificación. Adviértese también, en dichas fibras, cierto adelgazamiento, que en algunas se exagera notablemente hacia el centro ó cerca del límite inferior de la zona que nos ocupa (fig. 4, C).

Según Vigier, las fibras ópticas, después de ponerse en contacto longitudinal con el aparato receptor de la expansión axónica de los granos externos, se terminarían bruscamente en la frontera proximal de la zona plexiforme y sin previo adelgazamiento, á favor de un cabo romo. Esto, al menos, es lo que se desprende de la descripción harto sucinta (1) y de la figura que acompaña á la nota del naturalista francés. Todas las fibras ópticas ó rabdomas quedarían, por lo tanto, interrumpidas en la capa plexiforme, y los impulsos ópticos serían conducidos al epióptico mediante la segunda neurona visual, ó sea la célula monopolar del perióptico.

Pero en nuestros preparados aparece con absoluta evidencia que un gran número de rabdomas cruzan enteramente la zona plexiforme, ingresan en el nervio óptico, y finalmente, acaban libremente en el epióptico ó lóbulo visual; y este hecho, que reputamos fundamental para la teoría, se reconoce tanto en los preparados de Golgi como en los del nitrato de plata reducido (fórmula con fijación en formol y acción subsiguiente del alcohol amoniacal). Como mostramos en la fig. 6, *a* y fig. 4, *b*, de cada ommatidia parte una fibra especial que, descendiendo á través del perióptico, gana el nervio óptico para terminarse en el epióptico mediante un pie ó espesamiento granuloso.

Estos conductores ópticos especiales no parecen contraer ninguna conexión con las neuronas del perióptico.

Existe, pues, en la retina de los muscidos una categoría especial de bastones, que se comporta á la manera de las expansiones de los bastones de los cefalópodos, en cuyos animales, según descubrió Lenhossék y

(1) *P. Vigier*: Sur l'existence réelle et le rôle des appendices piriformes, etc. *Compt. rend. de Séances de la Société de Biol.* Séance du 30 Mai 1908. Tomo LXIV, página 859.

ha comprobado Kopsch, las fibras visuales, después de formar la capa de los granos externos, se asocian en largos fascículos, terminados mediante penachos cortos en pleno lóbulo óptico.

Mas todas las fibras ópticas ¿adoptan estas mismas conexiones? ¿No podrían existir algunas, y acaso muchas, que se terminen realmente en la zona plexiforme, como supone Vigier, ya que en esta estratificación reside la primera articulación interneuronal retiniana?

Cuestión es esta que hemos procurado examinar con exquisito cuidado, penetrados de la importancia fisiológica que entrañaría el hecho de la cesación en la zona plexiforme de una buena parte de los rabdomas, los cuales convergerían y concentrarían su acción sobre un corto número de células monopolares. En la fig. 4, C, mostramos el resultado de esta exploración. Adviértase que al lado de fibras ópticas largas que cruzan sin detenerse la zona plexiforme, existen otras que no pueden seguir más allá del límite inferior de dicha capa. Caracterízanse estos conductores por su notable y progresivo adelgazamiento conforme descienden por la zona plexiforme, á cuyo límite inferior ó en territorios poco alejados parecen acabar á favor de un grumo ó varicosidad no muy voluminosa (fig. 6, *b* y 4, *c*).

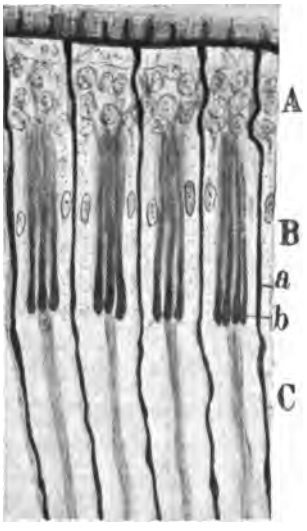


Fig. 6. — Trozo de un corte frontal del perióptico de la *M. vomitoria*. Método del nitrato de plata reducido.—A, Subzona de los granos; B, Subzona plexiforme; *a*, Fibra óptica larga; *b*, Fibras ópticas cortas situadas en torno del tallo de las neuronas monopolares grandes.

De esta observación cabría deducir, de acuerdo con Vigier, la existencia de fibras ó rabdomas, interrumpidos al nivel del perióptico. La cuestión, sin embargo, no puede resolverse definitivamente por el examen de los preparados de Golgi, porque cabría sospechar también que la interrupción de los rabdomas es consecuencia de impregnaciones incompletas. Afortunadamente, los preparados del nitrato de plata reducido, dan revelaciones que confirman la citada disposición. Ellas nos han conducido á esta importante conclusión:

Todas las fibras de cada ommatidia, menos una, es decir, las seis fibras ó rabdomas restantes, representan conductores cortos que se terminan libremente en el límite inferior de la capa plexiforme.

En efecto, el proceder del nitrato de plata reducido (fig. 6, *b*), colorea ciertos manojos de fibras radiadas, dispuestas en corona en torno de un tallo central neuronal (véase más adelante). Estos conductores, pálidamente impregnados mientras circulan por la zona de los granos, adquieren más intenso colorido conforme descienden por la capa plexiforme y rematan, al fin, á un mismo nivel, mediante un espesamiento más ó menos prolongado y vigorosamente teñido. En muchos cortes, sólo este espesamiento final es aparente; en otros, descúbrese el rabdoma á que pertenece, pudiendo seguir éste buen trecho á través de la capa plexiforme. Es interesante notar que semejantes rabdomas cortos no atraen la plata coloidal tan vivamente como los rabdomas largos, ni suelen colorearse bien en los cortes en que se presentan vigorosamente impregnados estos últimos conductores; contraste de colorabilidad, que implica una diferencia de composición química y de propiedades fisiológicas.

Comparando los preparados del nitrato de plata con los de Golgi, adviértense diferencias en el grosor y longitud de la porción terminal de las fibras ópticas cortas. En general, el cromato de plata las revela más delgadas y provistas de una intumescencia final más fina y globulosa. Tales diferencias podrían explicarse tanto por lo incompleto de las impregnaciones con el método de Golgi, cuanto por la hinchazón que los fijadores usados en el proceder del nitrato de plata reducido provocan, á veces, en los cabos de las fibras nerviosas.

Expansión descendente de las neuronas del perióptico ó lámina ganglionar. — Como mostramos en la fig. 4, *a*, y ha consignado Vigier, el tallo descendente de los granos externos aparece, durante su tránsito por la zona plexiforme, erizado de una infinidad de apéndices cortos brotados en ángulo recto y divergiendo en todas direcciones. Tales ramillas, que Vigier compara á las espinas de las dendritas de los vertebrados, representan más bien, á nuestro juicio, las prolongaciones protoplásmicas ó expansiones de conducción aferente de las neuronas de los invertebrados, expansiones que en este caso particular afectan delgadez y brevedad inusitadas. Durante su breve curso, dichos apéndices pueden permanecer indivisos, pero acaso más á menudo se bifurcan y aun ramifican complicadamente (fig. 4, *a*). A veces, las primeras ramas son relativamente gruesas y largas, recordando mejor la disposición de las dendritas. Cerca de la frontera inferior de la zona plexiforme, las espinas se acortan y cesan definitivamente.

Los cortes concéntricos á la retina revelan que las citadas espinas divergen en todas direcciones y dejan entre ellas espacios radiales. En estos espacios se alojan, con toda verosimilitud, las fibras ópticas cortas llegadas de las ommatidias, según revelan los preparados del nitrato de plata

reducido. Como dejamos consignado más atrás, en tales preparados (cortes paralelos á los rabdomas) obsérvase bien que cada tallo neuronal está rodeado por una corona de fibras nerviosas (los rabdomas cortos), que acaban mediante espesamientos en la frontera inferior de la zona plexiforme. Las secciones transversales de la retina (paralelas á las corneolas) impregnadas por el mismo proceder, son aún más expresivas, mostrando (fig. 7, *a*) un hecho de cierta importancia teórica, á saber: que las fibras ópticas en contacto con el referido tallo nervioso, no constituyen un número cualquiera, sino que, según las regiones retinianas, son en número de 8, de 7 y de 6, cifras que bien pudieran corresponder, en el sentido de la hipótesis de Vigier, al grupo de ommatidias con puntos idénticos, y, por tanto, de rabdomas isodinámicos. El número de puntos idénticos variaría con el radio de corvadura general del ojo compuesto.

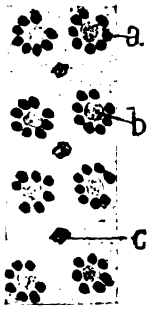


Fig. 7. — Trozo de un corte transversal de las fibras ópticas cortas al nivel de la subzona plexiforme. — *a*, Corona de fibras ópticas cortas; *b*, Tallo de la gruesa neurona monopolar; *c*, Núclos de las células epiteliales.

Vigier ha comprendido bien todo el alcance y significación fisiológica que pudiera tener esta articulación neuronal de la zona plexiforme, en el seno del aparato que Viallanes llamó ***neuromatidia.***

En relación con la teoría de la visión del ojo compuesto de los insectos, este autor admite que cada dos tallos de neurona perióptica entran en conexión combinada con las porciones finales de siete rabdomas (1), llegados de los puntos retinianos idénticos de otras tantas ommatidias. De esta suerte desaparecería ó disminuiría la multiplicidad de las imágenes idénticas, puesto que dos axones del grano perióptico sintetizarían en impulsos homogéneos, por lo menos, siete impresiones análogas recolectadas por las retínulas de diversos ojos elementales. (Es sabido que en el ojo de los insectos cada punto del objeto exterior se repite, por consecuencia de la ligera inclinación angular de los ejes, en seis ó más ommatidias). Mas como las imágenes recibidas por cada retínula — dice Vigier — no se corresponden, las fibras ópticas derivadas de puntos idénticos se torcerían en ángulo de 90°, al descender por las subzonas fenestradas y de los granos, restableciéndose, por tanto, al nivel de los tallos

(1) *Vigier: Comp. rend. de la Société de Biol.*, 1 Mai 1909, tomo LXVI. La opinión de este autor parece haber sufrido alguna evolución, puesto que en un trabajo anterior (*Comp rend. de la Société de Biol.*, 30 Mai 1908, tomo LXIV), fija el número de fibras ópticas de cada neuromatidia en 8 ó 4.

nerviosos de las neuronas periópticas, la continuidad de la total imagen retiniana.

No podemos entrar ahora en consideraciones sobre esta teoría de Vigier. Séanos lícito, sin embargo, afirmar que nuestras observaciones no la contradicen. Y en su favor están estos dos hechos, fáciles de demostrar: 1.° Con cada tallo de neurona perióptica entran en contacto rabdomas procedentes de varias ommatidias (cada ommatidia tiene siete), frecuentemente ocho, según dejamos consignado. 2.° Hay, en efecto, en la marcha convergente del grupo isodinámico de rabdomas, movimientos de flexión y disposiciones complicadas que pudieran interpretarse en el sentido de la hipótesis de Vigier.

En fin, según dejamos dicho más atrás, en esta articulación sintética no toman parte los rabdomas largos. Estos pasan por entre los grupos ó paquetes de rabdomas cortos, en contacto especial con las células epiteliales, que acaso tengan por misión principal aislar entre sí los rabdomas largos é impedir además el contacto perturbador entre éstos y los cortos.

Para terminar el estudio de la capa plexiforme, en la fig. 4, *g*, presentamos fragmentos de ciertos corpúsculos enigmáticos situados por debajo de esta zona, y cuyas expansiones horizontales emiten en ángulo recto infinidad de apéndices ascendentes laminares, prolijamente ramificados entre las fibras ópticas cortas. El aspecto de estas ramificaciones recuerda el de los apéndices basales de los corpúsculos epitélicos de la zona que nos ocupa. Desgraciadamente nuestras impregnaciones son incompletas, no presentando con claridad el soma de tales elementos. Debemos, pues, mantenernos reservados sobre su morfología y significación, si bien nos inclinamos á considerarlos como una variedad de corpúsculos neuróglicos ó aisladores.

3.° Nervio óptico (*Kiasma externo ó aussere Kreuzung* de Berger, *nervio óptico* de Bellonci).—Las expansiones de los corpúsculos monopolares del perióptico, más las fibras descendentes largas de los bastoncitos, abordan una región retiniana que se ha convenido en llamar *nervio óptico*, y que no posee ninguna analogía con lo que, bajo este nombre, se designa en los vertebrados. Las referidas fibras marchan hacia adentro y atrás, asociadas en manojos que convergen como las varillas de un abanico hacia el lóbulo óptico, en donde penetran por su lado externo. Entre los haces circulan gruesas tráqueas en gran parte dirigidas de delante atrás.

Entre los paquetes de fibras y no lejos de la frontera de la zona plexiforme, se encuentran acá y allá, alineados con cierta regularidad, unos corpúsculos colosales incoloreables por el cromato argéntico. En los preparados ordinarios (hematoxilina de Heindehain, liquido de Unna-Pappenheim, azul de metileno policrómico, etc.) preséntanse íntimamente

aplicados á los fascículos, mostrando un núcleo voluminoso y expansiones polares protoplásmicas robustas. A veces puede seguirse la expansión ascendente hasta la frontera de la zona plexiforme. Imposible pronunciarse acerca de la significación de tales elementos gigantescos.

Kiasma óptico externo.—Todos los autores, desde Berger y Grenacher hasta Bellonci, Cucatti y Viallanes, han mencionado una particularidad

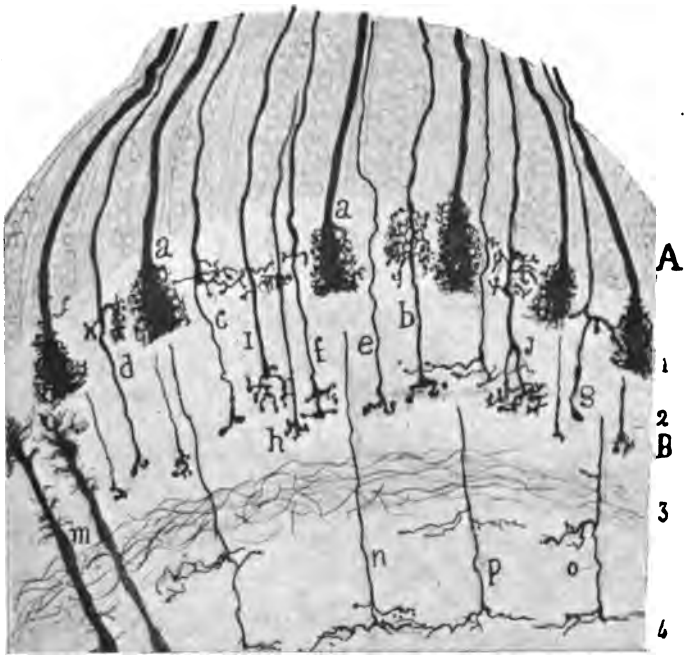


Fig. 8. — Trozo de un corte frontal del lóbulo óptico de la *M. vomitoria*. Método de Golgi. En esta figura se han reunido fibras encontradas en varios cortes.—A, Capa granular del epióptico; B, Zona plexiforme de éste; *a*, Cono terminal de las gruesas neuronas del perióptico ó lámina ganglionar externa; *b*, *d*, *e*, Pies terminales de fibras aferentes delgadas, probablemente continuadas con fibras ópticas largas; *j*, *i*, *f*, Fibras de igual especie, pero provistas de un penacho terminal más complicado; *o*, *p*, *n*, Fibras descendentes delgadas arborizadas en los pisos profundos de la capa plexiforme; *m*, Células epiteliales. (Los números de orden señalan pisos de estratificación de la zona plexiforme).

de las fibras ópticas cuya importancia teórica es considerable. Estas fibras dispónense en forma de kiasma intra-retiniano, por cuya virtud los conductores visuales llegados del lado antero-interno del ojo compuesto se distribuirían en la cara externa y posterior del lóbulo óptico, mientras que los arribados del lado postero-externo del ojo, después de cruzar á los precedentes, se dirigirían á la cara anterior ó frontal de dicho lóbulo. Radl, que ha insistido mucho sobre esta disposición kiasmática,

y edificando sobre ella una teoría visual, añade que las fibras ópticas intermedias ó centrales no se entrecruzan ó sufrirían ligera desviación, marchando desde el centro del ojo hasta la porción externa más culminante del epióptico. Semejante decusación, así como el cruce profundo efectuado por dentro del epióptico, representan, al parecer, disposiciones fundamentales del plan de organización del aparato visual de los articulados, pues se la halla tanto en los insectos como en los crustáceos, conforme puede verse consultando los trabajos recaídos en este orden de invertebrados y muy especialmente las monografías magistrales de Parker (1) y Viallanes.

Nuestras preparaciones confirman en principio la existencia de este entrecruzamiento, aunque no nos permiten puntualizar el total itinerario de cada fibra. En general, son las fibras ópticas largas, es decir, las prolongaciones profundas de los rabdomas no articulados en el perióptico, las que se nos han mostrado entrecruzadas.

La singular particularidad de que los preparados del nitrato de plata reducido coloreen exclusivamente las fibras ópticas largas (y no los tallos de las neuronas del perióptico) y la rareza de la total impregnación por el método de Golgi de las prolongaciones neuronales del perióptico, robustecen y corroboran el hecho clásico de la existencia del kiasma óptico externo, mas no permiten en cambio decir si en éste colaboran también las citadas expansiones neuronales. Compréndese bien lo importante que sería resolver semejante cuestión previa antes de formular hipótesis relativas al mecanismo de la visión en mosáico. En otro trabajo nos ocuparemos de este punto que consideramos decisivo para la teoría, y expondremos algunas observaciones críticas sobre las hipótesis reinantes.

4.° Lóbulo óptico ó epióptico. — No es nuestro ánimo estudiar de un modo completo la estructura y conexiones de los centros ópticos de los insectos, sobre los cuales han publicado luminosas investigaciones Grenacher, Viallanes y sobre todo Kenyon, que ha aplicado con éxito al argumento el método de Golgi. Nuestro objeto es referir brevemente algunos de los resultados obtenidos en las formaciones centrales de indiscutible significación visual, á saber: el *lóbulo óptico* propiamente dicho (*epiopticón* de Hickson, *corpo stratificato* externo de Bellonci, *ausseres Marklager* de Berger, *couronne ganglionnaire et masse medullaire externe* de Viallanes, etc.), y el *centro óptico interno* ó profundo conocido con el nombre de *masse medullaire interne* (Viallanes), *innere Marklager* de Berger, *cuerpo ovoideo de Cuccati*, etc.

(1) *G. H. Parker:* The Retina and optic ganglia in Decapods especially in *Astacus. Mitheil. aus der zoologischen Station zu Neapel.* Bd. 12, 1897.

El *epióptico* ó *lóbulo óptico* propiamente dicho es un ganglio voluminoso (fig. 1, E), cuya sección horizontal ofrece forma de casquete convexo hacia afuera, cóncavo hacia adentro y más prolongado del lado anterior que del posterior. Recibe este centro por la cara convexa los numerosos paquetes de fibras ópticas de que antes hemos hablado y en su espesor aparecen en los preparados comunes dos formaciones: una superficial, compuesta de un sinnúmero de pequeñas neuronas (*corona ganglionar y cuña* de Viallanes) separadas por manojos radiados de fibras ópticas; y otra profunda, de aspecto finamente granular, exenta de núcleos y en un todo comparable á la substancia puntiforme de los ganglios de los invertebrados ó mejor de las zonas moleculares de la retina de los vertebrados. En efecto, y á semejanza de la retina de estos animales, exhibe la formación profunda varias estratificaciones, de donde el nombre de *cuerpo estratificado* (Bellonci).

1. **Zona de los granos.** — Bien estudiada por Kenyon, que ha impregnado sus células por el cromato argéntico (1), consta esta formación de numerosos paquetes radiados de diminutas neuronas que recuerdan por completo los granos internos de la retina de los cefalópodos y vertebrados (fig. 1, *d*). Las fibras ópticas dispuestas en haces cruzan de fuera adentro la capa de los granos. Estos haces visuales concéntranse especialmente en dos planos divergentes, anterior y posterior del lóbulo óptico, quedando así cortada la zona granulosa en tres regiones: la central ó intermedia (*ganglio en cuña* de Viallanes), y las porciones anterior extensa y posterior más reducida (*coronas ganglionares* de Viallanes). Tanto las células de la cuña como las de las coronas, nos parecen pertenecer á la misma categoría (fig. 1, *d* y *e*).

Son los granos difíciles de impregnar por el método de Golgi. A fuerza de tentativas hemos, sin embargo, logrado teñir completamente algunos que se nos han presentado con los mismos caracteres que los espongioblastos ó células amacrinas de la retina de los vertebrados. Su cuerpo esférico ó poliédrico es pobrísimo en protoplasma, y ofrece una sola expansión interna fina que, después de caminar flexuosa por entre los granos, ingresa en la zona plexiforme, donde se resuelve en una arboriza-

(1) Ya dejamos consignado más atrás que no hemos podido proporcionarnos la Memoria de este sabio sobre el lóbulo óptico de la abeja, estudiado con el método de Golgi. Desconociendo, pues, los detalles de las descripciones del naturalista americano, cuyos estudios han sido muy brevemente resumidos por las Revistas zoológicas, nuestras citas del aludido trabajo han de ser forzosamente vagas é incompletas. Esta insuficiencia informativa, que algún día nos prometemos subsanar, nos priva de la ocasión de notar hasta qué punto los resultados obtenidos por nosotros en los muscidos coinciden con los logrados por Kenyon en los himenópteros.

ción varicosa, rizada, descendente que no traspasa los límites del intervalo ante el piso plexiforme primero y el segundo (fig. 10, *a*, *b*).

Algunos granos acaban por una ramificación más aplanada (fig. 11, *a*), aunque nunca muy extensa, en sentido circunferencial. Estos granos de arborización aplastada en sentido radial, nos han parecido distribuirse de preferencia por la zona ó piso plexiforme segundo. Acaso existan también arborizaciones de granos para los pisos tercero y cuarto; sin embargo, en nuestros preparados no se reconocen claramente. De todos modos, en la fig. 10 mostramos dos de ellos, cuya expansión descendía sin ramificarse hasta más allá del piso tercero.

En varios cortes bien impregnados del lóbulo óptico hemos notado una disposición curiosa del ramaje terminal de los granos. Esta arborización toca, se enreda y yuxtapone íntimamente á otra arborización ascendente formada por fibras centrífugas especiales, es decir, por conductores generalmente finos, venidos quizás del cerebro. El contacto se verifica de dos maneras diversas: en los granos de arborización radial, difusa (figura 10, *a*, *b*); ambos ramajes, el descendente y ascendente, se encuentran lateralmente entretejiendo complicadamente sus ramúsculos; mas en los granos de arborización aplanada (fig. 11, *a*), la articulación se efectúa á la manera de la existente en la retina de los vertebrados, esto es, según un plano concéntrico ó lóbulo óptico.

2. **Zona plexiforme.**—Representa el territorio de encuentro y articulación de los cabos profundos de las neuronas periópticas y expansiones largas de los rabdomas con las arborizacienes dendríticas de los corpúsculos gangliónicos (fig. 1, E y fig. 10, B).

Al modo de la zona plexiforme interna de la retina de los vertebrados, dicha formación molecular exhibe estrías concéntricas ó pisos de articulación que pueden, para comodidad descriptiva, fijarse en el número de cuatro.

Además del ramaje terminal de los granos ó espongioblastos, concurren en tales estratos los cuatro factores siguientes: *a*) pies ó ramajes finales de fibras colosales, probablemente continuadas con las neuronas del perióptico; *b*) pies ó ramajes procedentes de conductores de mediano espesor, seguramente continuados con las expansiones de los rabdomas largos; *c*) arborizaciones terminales, ya difusas, ya concretas, pertenecientes á expansiones centrípetas laterales; *d*) dendritas radiadas y estratificadas de corpúsculos gangliónicos centrales.

a. *Pies terminales de fibras colosales.*—Estos conductores, brevemente mencionados y descritos por Vigier, recuerdan enteramente, por su diámetro excepcional, los axones descendentes de las células del perióptico. Llegan al lóbulo en sentido radial mezclados con los paquetes de

fibras nerviosas perforantes de la capa de los granos del epióptico, ganan después la zona plexiforme y, en fin, se terminan á favor de una ramificación libre situada inmediatamente por debajo del piso primero de la zona plexiforme, poco más ó menos, en la mitad externa del intervalo separatorio de dicho piso con el segundo (fig. 8, *a*).

La disposición de la arborización terminal es muy característica. Una vez ingresada la fibra en la formación plexiforme, se espesa progresivamente, y á poco trecho resuélvese bruscamente en un zarzal ó maleza de apéndices tan apretados y flexuosos, que es imposible perseguir individualmente sus elementos. Los ramitos terminales son cortos, recios y como granulosos, constituyendo un plexo dentro del cual destacan golfos ó vacíos destinados verosimilmente para alojar las dendritas extendidas por el piso primero y por la mitad externa del intervalo separatorio con el segundo. El aspecto general es el de una maza erizada de apéndices colaterales apretados.

Todo el contorno de la capa plexiforme aparece surcado por dichas fibras colosales, cuyos recios ramajes yacen todos á igual nivel, constituyen una estratificación uniforme y perfectamente limitada (fig. 8).

Entre las fibras acabadas de este modo, es decir, entre los pisos primero y segundo, existen algunas que marcan una transición de espesor con las formadas por las fibras retinianas largas y que se resuelven también en plexo terminal menos tupido.

b. *Fibras medianas ó de ramaje biestratificado.* — Caracterízanse estos conductores por ofrecer menor espesor y mayor longitud que los precedentes y sobre todo por el hecho de exhibir dos arborizaciones dilatadas por planos diferentes (fig. 8).

La *primera arborización*, ó sea la *colateral* (fig. 8), yace en el mismo piso que el ramaje final de las fibras colosales y afecta variadas disposiciones. En algunas fibras (fig. 8, *b*) la ramificación es tupida, constando de numerosas ramillas, pronto resueltas en racimos de varicosidades, generadoras de un plexo complicado, pero nunca tan denso como el penacho terminal de las fibras gruesas. En otros conductores, la arborización colateral destinada al piso primero se muestra más sobria en ramos, constando de uno, dos ó tres filamentos relativamente espesos, divididos en ramúsculos fuertemente varicosos que se extienden dentro del territorio del piso primero (fig. 8, *f*).

La *arborización profunda*, ó pie terminal, yace debajo del plexo ó piso segundo de la capa plexiforme. Afecta á menudo la forma de cono bifurcado, cuyas ramas terminan bruscamente por ensanchamientos esferoidales. A veces, estos apéndices cortos se subdividen, pudiendo constituir penachos aplanados de cierta complicación (fig. 8, J). En fin, en algún

caso, la arborización final parece faltar, siendo substituida por un simple pie ó varicosidad recia terminal (fig. 8, *g*). El nivel de estos pies ó penachos terminales no es rigurosamente igual; algunos de ellos descienden algo más, aproximándose al plexo del piso tercero (fig. 8, *h*).

Regla general es, que las fibras largas de que nos ocupamos, ofrezcan dos arborizaciones, cada una de ellas extendida por un piso diferente de la zona plexiforme; mas, de vez en cuando, se encuentran también conductores exclusivamente provistos de la ramificación terminal. Ignoramos si la falta de arborización colateral traduce una ausencia real de la misma, ó depende simplemente de impregnación incompleta.

Las fibras largas se coloran de vez en cuando por el método del nitrato de plata reducido, particularidad tanto más decisiva para la demostración de las mismas, cuanto que este método no tiñe las fibras colosales ni otro factor integrante del lóbulo óptico. En la figura 9 mostramos el aspecto de las ramificaciones finales de las fibras largas teñidas por la plata coloidal. Repárese como, en efecto, poseen excrecencias colaterales al nivel del piso segundo ó algo más abajo (*c*) y una grosera y varicosa ramificación en la vecindad del tercero (*d*). El conjunto de las fibras ofrece una gran regularidad, apareciendo separadas por intervalos próximamente iguales. Su continuidad con las fibras ópticas largas es evidentísima.

Por lo demás, en los preparados del nitrato de plata reducido, la arborización es más pobre y hállase como encogida. Verosímilmente este proceder no tiñe sino las ramas más gruesas. Acaso la fijación por el alcohol amoniacal ó el formol (reactivos que penetran muy lentamente por la ligereza de las piezas que flotan en ellos), haya alterado algo los citados penachos terminales.

Fibras finas distribuidas en los últimos pisos de la capa plexiforme.— En la figura 8, *p*, *o* mostramos varias fibras delgadas que desde la zona de los granos del lóbulo óptico, se extienden hasta el piso cuarto y último de la zona plexiforme, donde se dilatan en arborización aplanada, varicosa y bastante extensa. Al pasar estas fibras por los pisos tercero y planos intermedios con el cuarto, emiten bien por uno, bien por ambos lados, ramas colaterales también divididas y extendidas en sentido concéntrico á las estratificaciones del lóbulo óptico. Tales fibras no se impregnan en los preparados del nitrato de plata reducido.

No habiendo logrado hasta ahora perseguir tales fibras más allá de la zona de los granos, ni observado su célula de origen, debemos guardar reserva acerca de su significación.

Origen periférico de las dos clases de fibras ópticas terminadas en el epióptico.—Hemos declarado la imposibilidad de seguir en los prepara-

dos de Golgi el itinerario completo de una fibra visual, ó sea desde las ommatidias hasta el epióptico, ocurriendo que, cuando las fibras llegadas de la lámina ganglionar externa atraen el depósito metálico, no se tiñe la porción periférica del lóbulo óptico y al contrario. Reina, pues, sobre este importante problema de saber con qué elementos se continúan las fibras aferentes del epióptico (colosales y medianas), cierta incertidumbre.

Por fortuna, los preparados del nitrato de plata reducido aportan mu

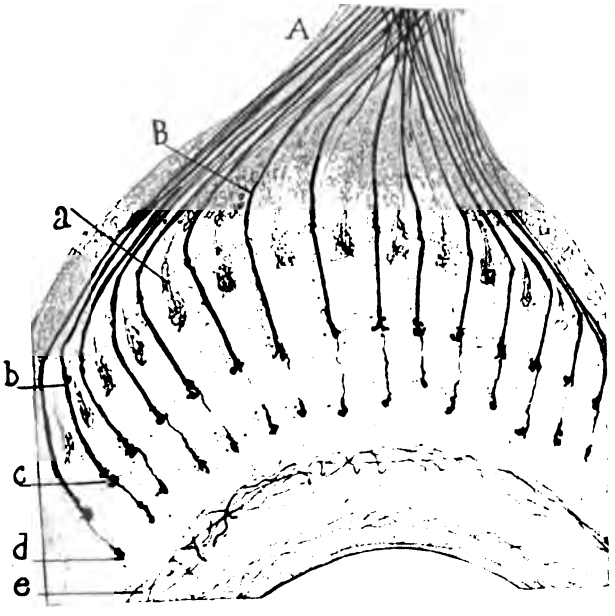


Fig. 9. — Corte frontal del epióptico de un muscido. Impregnación por el proceder del nitrato de plata reducido. — A, Nervio óptico; B, Fibras ópticas largas; *a*, Paraje en que se terminan los pies de las neuronas colosales del perióptico; *b*, Espesamiento de las fibras largas al nivel del piso 1.°; *c*, Ramificación colateral; *d*, Ramificación terminal; *e*, Plexo del piso 3.° de la capa plexiforme.

cha luz, contribuyendo poderosamente á la solución del problema. Posee este método la singularidad de colorear exclusivamente, tanto en el perióptico como en el nervio visual y el epióptico, las fibras ópticas largas ó sean las no conexionadas con las neuronas de la capa granulosa periférica. No existe, pues, confusión posible, dado que los citados conductores pueden seguirse con toda facilidad en todo ó casi todo su trayecto.

Excluidas, pues, todas las demás fibras nerviosas de la impregnación, podemos fácilmente inferir que los conductores de espesor mediano dis-

tribuídos por los diversos pisos de la capa plexiforme, son la continuación de los rabdomas largos; mientras que las fibras colosales acabadas por debajo del piso primero de dicha zona, representan la prolongación de los axones también colosales de las neuronas voluminosas del perióptico.

De esta última aserción no poseemos todavía prueba directa; mas contamos con una demostración indirecta, la que resulta de aplicar á este caso cierta ley bien conocida de los neurólogos, á saber: la constancia del diámetro de todo axon, mientras no se divida ó emita colaterales. Semejante ley carece de valor absoluto; empero es suficientemente general para autorizar alguna deducción valiosa en ejemplos como el presente, en que no es de sospechar la existencia de varias categorías de conductores de gran diámetro. Por lo demás, este hecho no ha escapado á la sagacidad de Vigier, quien en breve nota consigna ya que la expansión de los granos del perióptico «se termina en el epióptico por una especie de maza espinosa», aunque sin fijar el punto preciso de esta terminación.

En cuanto á las fibras eferentes ó centrífugas repartidas por la citada zona de los granos del perióptico (granos externos), y llegadas del lóbulo óptico, ignoramos la procedencia.

En la descripción precedente hemos supuesto que, no obstante algunas diferencias morfológicas, las fibras delgadas aferentes ramificadas en el epióptico, visibles en los preparados de Golgi, son idénticas á las expansiones de igual dirección y terminación coloreadas en los preparados del nitrato de plata, expansiones evidentemente continuadas con las largas prolongaciones profundas de ciertos bastones (bastones de expansión larga). Esta identificación no puede, empero, tener valor absoluto, en tanto no se conozca bien la terminación del axon de las pequeñas neuronas del perióptico (fig. 4, *f*), y quepa, por consiguiente, excluir resueltamente la llegada de semejante prolongación al territorio del lóbulo óptico propiamente dicho.

En resumen: el lóbulo óptico de los muscidos recibe dos categorías de conductores visuales anatómica, y quizás también fisiológicamente diferenciados: los *directos*, que enlazan dicho lóbulo con ciertos rabdomas de la retina, y los *indirectos* (fibras colosales), representados por la expansión descendente del grano ó segunda neurona retiniana, célula equivalente, según veremos más adelante, al corpúsculo bipolar de la retina de los vertebrados.

Puesto que cada grano engendrador de una fibra colosal entra en el perióptico en conexión con un grupo de fibras ópticas cortas, es natural atribuir á las fibras largas capacidad analítica y sintetizadora superior á las de las precedentes, dado que mantienen la individualidad del impulso recogido, desde las ommatidias hasta los centros ópticos.

¿Cuál de los rabdomas integrantes de las retínulas del ojo compuesto está en continuación con las fibras ópticas largas? Imposible contestar á esta pregunta sino por vía de conjetura. Entre los rabdomas de protoplasma diferenciado anejos á las siete células retinianas ó bastones de cada ommatidia, hay uno central ó casi central, ya visto y dibujado por Grenacher, y especialmente mencionado por Vigier, quien le hace desempeñar papel importante en su teoría de la visión. Nosotros hemos estudiado cuidadosamente este rabdoma axial, tanto en los cortes transversales como en los longitudinales. En estos últimos aparece bajo la forma de gruesa pilastra bordeada de doble estría; el material de que se compone atrae la hematoxilina más enérgicamente que los demás rabdomas. Mas su verdadera forma y posición sólo son apreciables en los cortes transversales de la ommatidia, donde exhibe una sección de forma cuadrilátera ó irregularmente poligonal, y una situación no precisamente central, sino próxima al centro. Mediante delgada cresta ó pedículo laminar, este rabdoma se continúa con una célula retiniana generalmente más delgada que las compañeras (fig. 3, *a*). De los vértices de los pequeños rabdomas periféricos, parten filamentos convergentes insertos en las esquinas del rabdoma central. Ignoramos si tales bridas representan una disposición preexistente, ó el resultado de una coagulación del líquido axial de la ommatidia. Cuanto más profundos son los cortes transversales, más resalta en tamaño y color el rabdoma central, por comparación con los periféricos, que palidecen y se empequeñecen progresivamente, hasta desaparecer en la inmediación de la frontera basal. En fin, alguna vez hemos creído notar (de ello no estamos bien seguros), que el grueso rabdoma central pertenece á aquellos bastones cuyo núcleo yace profundamente en el ojo compuesto. Otra particularidad mostrada por los cortes transversales consiste en que el bastón anejo al rabdoma central ocupa siempre el mismo radio en el manojo retinular (fig. 3, A y B).

¿No podrían continuarse las fibras ópticas largas con la célula retinular portadora de este grueso rabdoma central, cuyas propiedades y posición en el centro de la ommatidia le prestan significación especial en el fenómeno de la visión?

5.° Masas gangliónicas del epióptico y sus plexos.—Mas allá de los límites internos ó profundos de la capa de los granos del epióptico, han señalado los autores ciertas pléyades gangliónicas extensas que en los preparados comunes se presentan como apretados conglomerados nucleares. Tales pléyades son: 1.°, la *masa gangliónica posterior*, situada enfrente de la convexidad del foco designado *formación medular interna* (Viallanes), llenando el espacio irregularmente trapezoidal mediante entre el epióptico y el protocerebrón (fig. 1, G); 2.°, la *masa ganglionar*

anterior, colocada enfrente de la concavidad de dicha formación medu-

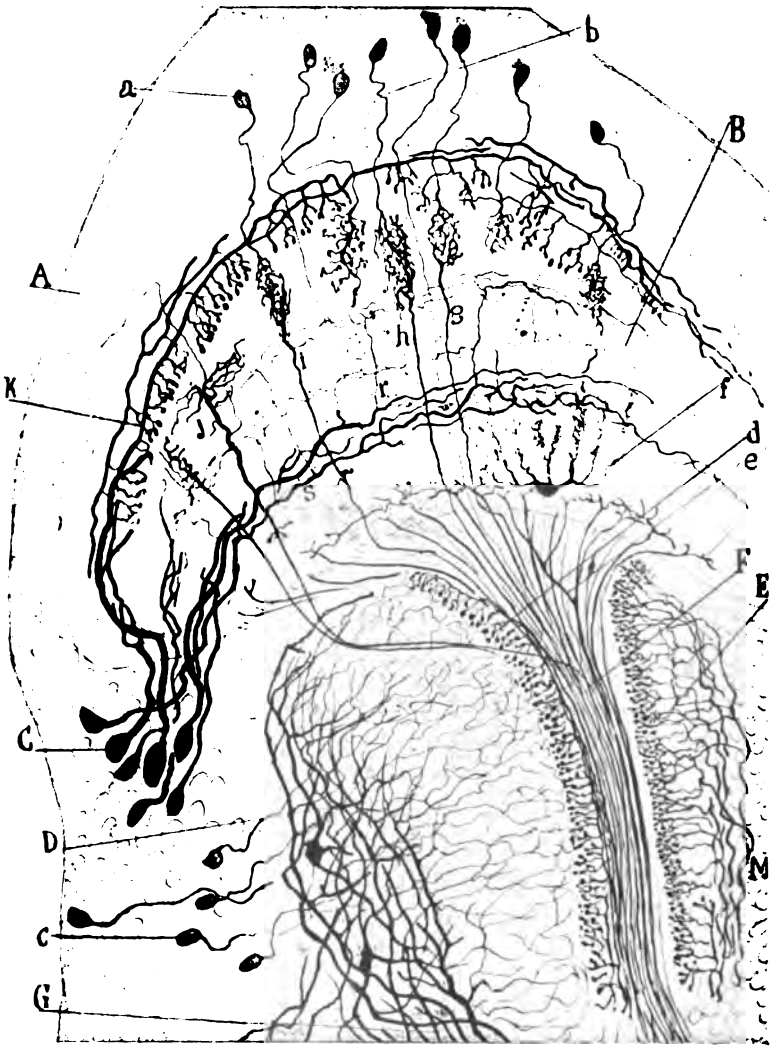


Fig. 10. — Corte frontal del lóbulo óptico (epióptico) y masa medular interna de un muscido. Método de Golgi. — A, Corona granular; B, Capa plexiforme; C, Células gruesas de la masa gangliónica anterior; D, Masa medular interna ó cuerpo ovoideo; E, Capa plexiforme superficial de la masa medular interna; F, Capa fibrilar de este foco; G, Vía nerviosa central terminada en el cuerpo ovoideo; K, S, Plexos dendríticos del epióptico; M, Masa gangliónica posterior; *a*, *b*, Granos; *g*, *h*, *i*, Fibras centrífugas; *c*, Granos de la masa gangliónica anterior; *f*, Célula neuróglica.

lar interna y subdividida en dos islotes: el *antero-externo*, delgado,

compuesto de gruesas neuronas monopolares (fig. 1, *h*), bien descritas por Cucatti, y el *antero-interno*, de mayor perímetro y copia de elementos, y construído por diminutas y apretadas células semejantes á los granos (fig. 1, H).

Masa ganglionar anterior (*pléyade externa ó de células grandes*). — Consta de neuronas monopolares cuya expansión, según han visto los autores, se introduce en el espesor de la zona plexiforme del epióptico. Cucatti describe en tales células dos expansiones: una penetrante en este centro, y otra que se dirigiría hacia el protocerebrón.

En nuestros preparados del método de Golgi, tales corpúsculos aparecen monopolares y su robusta expansión dirígese hacia afuera y, penetrando en uno de los pisos de la formación plexiforme del epióptico, generan, ramificándose, extensos y complicados plexos concéntricos (figura 10, C).

El número de estos plexos es difícil de precisar; sin embargo, nos ha parecido que en los dífteros existen cuatro absolutamente constantes, aunque de desigual espesor.

En la figura 10 hemos reproducido algunas de las arborizaciones dendríticas de los citados corpúsculos, las cuales recuerdan por completo las procedentes de las células amacrinas grandes de la retina de los vertebrados. Repárese en la enorme longitud de cada tallo, cuyas ramas pueden extenderse dentro de un piso por casi toda la circunferencia del lóbulo óptico. Encuéntranse también corpúsculos monoestratificados, es decir, destinados á arborizarse por una de las cuatro líneas concéntricas de la capa plexiforme (fig. 10, K); pero nos ha parecido mucho más abundante el tipo bi ó triestratificado, ó sea el ramificado por dos ó tres pisos de articulación. De ordinario, la ramificación principal se dilata por el piso tercero, y de los robustos ramos del plexo concéntrico allí desplegados brotan, en ángulo recto, fibras finas radiadas, distribuídas comunmente dentro del piso segundo ó más allá. De todos los plexos, el más amplio y rico en dendritas es el tercero (fig. 10, S), así como el más pobre es el segundo, ya que se muestra casi enteramente construído por colaterales derivadas de los demás.

El piso primero consta también de abundantes dendritas llegadas de la masa ganglionar posterior. En él se perciben á menudo ciertos tallos bien reconocibles por su modo de ramificación. Estos tallos (fig. 10, K) caminan inmediatamente por debajo de los granos trazando flexuosidades, y cada una de sus ramas emite inferiormente infinidad de colaterales radiadas resueltas á poco trecho en elegantes y densos penachos varicosos. Tales penachos alíneanse regularmente en la mitad ó tercio externo del intervalo mediante entre el piso primero y el segundo. Aunque no he-

mos podido precisar las conexiones de estas ramas, nos inclinamos á pensar que se ponen quizás en íntimo contacto con el recio ramaje terminal de las expansiones colosales de las neuronas del perióptico (fig. 11, *f*).

Masa ganglionar posterior. — No hemos podido impregnar sino pocas células de esta pléyade neuronal. En los preparados ordinarios se nos han mostrado monopolares y con un apéndice fino dirigido hacia el *opticum* ó *masa medular interna* de Viallanes (fig. 11, E). De ellas no hemos visto salir expansión ninguna para la zona plexiforme del lóbulo óptico. Es tanto más de lamentar la dificultad de impregnar estos corpúsculos, cuanto que además de mostrarse muy numerosos en los preparados comunes, ostentan grandes diferencias de dimensión y de forma, indicadoras de morfología y significación diferentes.

Expansiones centrífugas. — Sin propósito de prejuzgar su naturaleza, que ignoramos todavía, designamos de este modo una cantidad considerable de conductores que, partidos de ganglios centrales, abordan la zona plexiforme del epióptico por la concavidad de éste para ramificarse después por los cuatro pisos concéntricos ya referidos.

Llegan estas fibras del protocerebro, asociadas en fascículos, á la región fibrilar del *opticum* ó *masa medular interna* de Viallanes, se sitúan entre ésta y la porción laminar ó capa plexiforme superficial de este ganglio (fig. 10, F) y arribadas que son al hueco resultante entre la concavidad de la masa medular externa y el cabo lateral de la interna, se despliegan en abanico (véase más adelante).

El referido sistema de fibras centrípetas ha sido visto por todos los autores, que lo han considerado como factor principal del kiasma óptico interno. El autor que mejor lo representa es Cucatti. Para este sabio, como para la mayoría de los neurólogos, trataríase, por lo menos en parte, de una corriente de fibras nerviosas nacidas en el epióptico. Según Cucatti, estos conductores, llegados á la región de la masa medular interna, la cruzan en sentido axial y, después de doblarse y seguir un curso complicado, van á parar al epióptico del lado opuesto. Opina Viallanes que tales conductores juntan en sentido cruzado el *epiopticum* con el *opticum* del mismo lado. Mas, conforme dejamos dicho, tales fibras son de dirección centrífuga y se ramifican y acaban en el espesor del epióptico.

Al abordar la superficie profunda del epióptico, dichas fibras centrífugas ofrecen una revuelta ó zig-zag (fig. 11, *g*). Por esta razón, en los cortes horizontales percíbese mal la continuación del referido plano de conductores y las fibras penetrantes en los plexos del epióptico. Bajo este aspecto, los cortes frontales son más expresivos, revelándonos á menudo un abanico de fibras que desde el espesor de la masa medular interna marcha divergiendo á toda la superficie profunda de la masa medular externa.

Desde el punto de vista de la extensión de la ramificación final, las fibras centrífugas deben clasificarse en *discretas ó monoestratificadas* y *difusas ó poliestratificadas*.

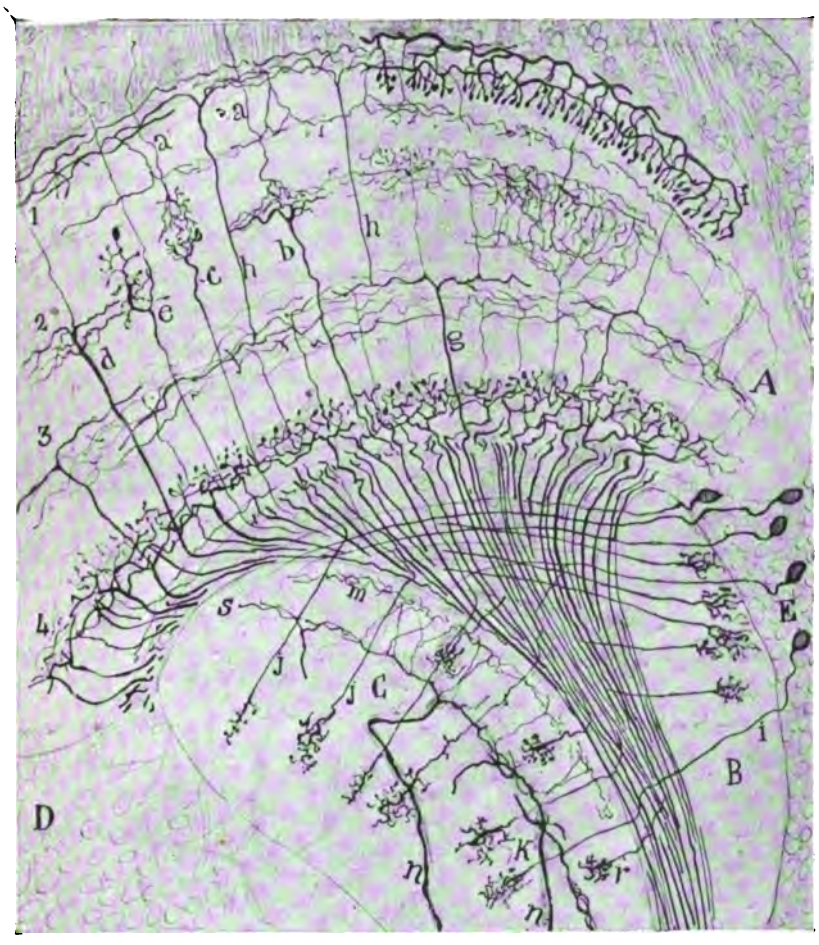


Fig. 11. — Trozo de un corte frontal del epióptico y masa medular interna de un muscido (*M. carnaria*).— A, Capa plexiforme del epióptico con sus pisos de arborización; B, Capa plexiforme superficial de la masa medular interna; C, Porción plexiforme profunda de este mismo foco ó núcleo ovoideo de Cucatti; D, Masa gangliónica anterior; E, Masa gangliónica posterior; *a*, Expansiones profundas de los granos; *b*, *c*, Fibras centrífugas discretas; *d*, *e*, Fibras centrífugas, de cuya arborización nace un filamento periférico; *g*, *h*, Ramas colaterales de los plexos formados por fibras centrífugas difusas; *j*, Fibras aferentes acabadas en la masa medular interna, etc. Los números de orden señalan pisos de arborización de la capa plexiforme del epióptico.

Fibras centrífugas discretas. — Algo hemos dicho ya de ellas con ocasión de la descripción del penacho terminal de los granos del epióptico.

En la figura 11 mostramos algunas de estas fibras, en su mayor parte distribuídas á favor de penachos poco extensos por el espesor del piso segundo é inmediaciones.

Atendiendo á la forma y situación de su penacho terminal, tales conductores se clasifican en estas tres categorías :

a) Fibras relativamente delgadas, terminadas mediante un penacho radial aplicado íntimamente al ramaje final de los granos del epióptico (fig. 11, *b*, *c* y fig. 10, *g*, *i*).

b) Fibras de ordinario más espesas que, después de ganar en diámetro y resolverse al nivel del piso segundo en una robusta arborización varicosa aplanada, emiten largo y fino apéndice radial prolongado hasta más allá del piso primero. Ignoramos el modo de terminación de tan singular apéndice, que no hemos perseguido jamás hasta el territorio del nervio óptico (fig. 11, *d*, *e*). Algunos de estos conductores de ramaje final aplanado, para llegar á su destino por camino más derecho, cruzan el cabo lateral de la masa medular interna (fig. 10, *j*).

c) En fin, conductores espesos destinados á resolverse en ramificaciones libres, extensas y aplanadas, por el espesor de los pisos tercero, segundo y acaso también el primero.

De alguna de estas fibras, no representadas en las figuras 10 y 11, no sabríamos decir si son conductores independientes ó ramas colaterales precozmente nacidas de las fibras difusas ó multiestratificadas.

Fibras centrífugas difusas.—Son las más numerosas y robustas, constituyendo, por lo tanto, el contingente principal del kiasma óptico profundo. Tales conductores abordan el epióptico por radios diversos y alcanzan los plexos horizontales de la zona plexiforme, donde se ramifican complicadamente desplegándose en extensos plexos horizontales que se ponen en contacto con las arborizaciones de los corpúsculos ganglionicos de la masa neuronal dorsal del epióptico (fig. 11).

El plexo más importante ó, á lo menos, el más frecuentemente impregnado, es el profundo, emplazado cerca de la frontera interna del epióptico. Sus ramas son espesas, flexuosas y marchan en variedad de direcciones. De este plexo se desprenden, por ramificación en ángulo recto, ramas perforantes, las cuales, marchando en sentido radial, se terminan mediante ramajes aplanados en los diversos pisos de la capa plexiforme. Como mostramos en la fig. 11, *g*, *h*, hay fibras perforantes para el piso tercero, el segundo y el primero. Las más robustas de tales ramas radiales son, sin disputa, las destinadas al primer piso, las cuales no suelen emitir en su camino ninguna colateral para plexos intermedios. En algunos cortes hemos observado una como anticipación de la división terminal de las fibras centrífugas. Estas divisiones, recaídas en conductores robustos,

se efectuarían ya por debajo del epióptico, en el plano fibrilar separatorio de las dos porciones dorsal (ganglio laminar) y ventral de la masa medular interna (fig. 10, *e*).

Una cuestión difícil de resolver es la de saber si las citadas fibras centrífugas representan la arborización de verdaderos axones ó constituyen más bien la porción terminal de dendritas procedentes de neuronas cerebrales. En nuestros preparados no es posible resolver esta duda, por la imposibilidad de perseguir dichos conductores más allá del *cuerpo medular interno*. La circunstancia, sin embargo, de enlazarse alguno de ellos dentro del lóbulo óptico con los espongioblastos ó granos del epióptico, así como con los pies de las fibras ópticas largas, junto con el hecho de la regular orientación y distribución radial de tales conductores, nos inclinan á considerarlos como expansiones dendríticas ó axípetas de neuronas centrales que podrían considerarsse homólogas á los corpúsculos ganglionicos de la retina de los vertebrados. La cuestión, sin embargo, exige nuevas y más profundas investigaciones.

Células epitélicas. — Para terminar con el estudio del epióptico, mencionemos todavía los corpúsculos de sostén. En nuestros preparados del método de Golgi, tales células son gruesas, cilindroides, radiadas, extendiéndose, al parecer, desde la concavidad del epióptico hasta el piso primero de la capa plexiforme. En la fig. 10, *m* mostramos la porción externa de estos elementos, de cuyo contorno, y sobre todo de cuyo cabo externo, brotan muchas crestas y apéndices finos y ramificados.

En el espesor del piso cuarto de la capa plexiforme del epióptico (figura 10, *f*), aparecen también de vez en cuando ciertos pequeños corpúsculos multipolares, cuyas expansiones, dirigidas hacia afuera y continuadas hasta el plano del piso tercero, se presentan erizadas de finos y numerosos apéndices colaterales, en un todo comparables á las prolongaciones vellosas de la neuroglia de la substancia gris de los mamíferos. Nos inclinamos á considerar tales corpúsculos como de sostén, aunque sobre su verdadera naturaleza no sea lícito todavía formular dictamen definitivo.

6.° Foco ovoideo (*opticum* de Hinkson, *cuerpo estratificado interno* de Bellonci, *masa medular interna* de Viallanes, *cuerpo ovoideo* de Cucatti, etc. — Por dentro del perióptico reside un foco nervioso de aspecto plexiforme, de sección irregularmente semilunar y caracterizado por exhibir, al modo del epióptico, aspecto estratificado. La dirección de su eje mayor no es concéntrica al epióptico, sino oblicua, de suerte que el cabo externo del foco ovoideo se apoya en la concavidad del lóbulo óptico. Al modo del epióptico ó masa medular externa, afecta cierto encorvamiento, cuya convexidad mira hacia atrás, apareciendo cubierta

por una formación granular, continuación del ganglio posterior ó caudal del epióptico, mientras que la concavidad, dirigida hacia adelante, relaciónase con un vasto espacio irregularmente cuadrilongo henchido de neuronas (*masa ganglionar frontal*). En la unión del tercio posterior con los dos tercios anteriores, muestra el ganglio ovoideo una especie de hueco triangular, amplio por afuera, donde confina con la concavidad del epióptico, y sucesivamente más angosto hacia adentro, es decir, en dirección del protocerebrón. Este espacio, que se extiende en dirección vertical, está ocupado por numerosos conductores llegados del protocerebro, los cuales asaltan la concavidad del perióptico, divergiendo en forma de abanico. Por lo demás, ya dejamos consignado más atrás que semejante formación fibrilar representa el *kiasma óptico interno* de los autores y que en su construcción colaboran de modo preferente conductores aferentes destinados al epióptico (fig. 1, *f*).

De atrás á adelante, muestra el ganglio ovoideo las siguientes zonas concéntricas: 1.ª, zona plexiforme superficial ó *foco laminar*; 2.ª, zona de las fibras nerviosas de paso, y 3.ª, zona plexiforme profunda. A ellas hay que agregar las dos formaciones gangliónicas, frontal y caudal, superficialmente emplazadas y de que ya hemos hablado en otro lugar.

La textura del foco ovoideo es poco conocida. Sólo Viallanes, Cucatti y Kenyon, han aportado algunos datos de valor acerca de ella. Nuestras observaciones son todavía muy incompletas. Mientras esperamos recoger los datos indispensables á la interpretación de este enigmático foco, he aquí algunos resultados obtenidos:

1. **Capa plexiforme superficial** (*porción posterior del cuerpo estratificado interno* de Cucatti).—Dispuesta en forma de lámina curvilínea tendida entre la formación ganglionar posterior y la capa de fibras nerviosas, esta zona representa una estación de empalme de dos órdenes de conductores: centrífugos y centrípetos. Por su forma y relativa independencia del resto del foco ovoideo, merece esta capa nerviosa el nombre de *ganglio laminar* (fig. 11, B y fig. 10, E).

a. *Los conductores centrífugos* parecen venir del protocerebrón y constituyen un plexo de fibras flexuosas situado inmediatamente por debajo de la formación gangliónica (fig. 10, M). Tales conductores abordan, según radios diversos, la cara externa de la zona plexiforme superficial que perforan en ángulos variados, divídense y subdivídense después sobriamente durante su tránsito por la mitad superficial de dicha zona, y en fin, llegadas que son á su mitad profunda, se resuelven bruscamente en un plexo nervioso apretadísimo, de ramas flexuosas y varicosas y dispuesto en capa perfectamente limitada y regular (fig. 10, E).

b. *Conductores centrípetos.* — En la figura 11, B mostramos ciertas

fibras nerviosas, menos abundantes ó más difícilmente impregnables que las precedentes, y que se resuelven en arborizaciones libres poco complicadas al nivel de la mitad posterior de la zona plexiforme. Provienen tales fibras de la capa segunda ó de conductores ópticos, dentro de la cual no hemos podido perseguirlas suficientemente para cerciorarnos de su procedencia.

Por la dirección de estas fibras, transversal al abanico de los conductores centrífugos de la capa fibrilar y coincidente con la marcha que siguen las expansiones de los granos anteriores, cabe congeturar que representan la porción terminal de corpúsculos yacentes en el foco ganglionar anterior.

La capa plexiforme superficial está cruzada por numerosas fibras finas pertenecientes á los granos residentes en la formación ganglionar posterior. Semejantes expansiones, que también se asocian en manojos situados por fuera del cuerpo ovoideo, están destinados á la capa plexiforme profunda (fig. 11, *i*).

Capa de las fibras nerviosas (fig. 10, F).—Amplia por afuera, en que, según hemos dicho, se despliega en abanico y progresivamente más estrecha hacia adentro, esta estratificación se prolonga sin interrupción y en sentido transversal desde la concavidad del epióptico hasta el protocerebrón.

Un análisis cuidadoso de esta formación fibrilar efectuado sobre preparaciones del método de Golgi y del nitrato de plata reducido, nos ha persuadido de que las fibras que la constituyen divergen regularmente hacia afuera para distribuirse y ramificarse en la totalidad del epióptico. Las fibras centrales marchan á su destino de frente, casi en línea recta; las anteriores se doblan primero contorneando el cabo externo de la zona plexiforme profunda del ganglio ovoideo para ingresar en la extensa formación frontal del epióptico; mientras que las posteriores, tras ligero arqueamiento trazado por fuera del cabo externo de la zona plexiforme superficial del ganglio ovoideo (zona medular interna), asaltan la prolongación posterior del lóbulo óptico.

Durante todo su curso, estas fibras mantienen rigurosamente su dirección radial y su disposición regular, sin que pueda sorprenderse en ellas el menor conato de entrecruzamiento. Por tanto, el llamado *Kiasma interno*, de los autores, no puede tener la significación de un verdadero entrecruzamiento, pues resulta del cruce de elementos heterogéneos. A nuestro juicio, lo que ha inducido á pensar en una decusación de fibras homodinámicas es la presencia, en plena formación fibrilar, de tres corrientes de dirección diversa: 1.ª, la *corriente radial* ó principal de que ya hemos hablado y que consta de gran número de fibras centrífu-

gas gruesas y algunas pocas centrípetas finas; 2.ª, la *corriente postero-anterior*, compuesta de gran cantidad de paquetes de expansiones finas, las cuales cruzan casi transversalmente los conductores radiales de la capa fibrilar algo por fuera de los extremos externos de ambos segmentos de la masa medular interna. Estos conductores no son otros que las expansiones de los granos de la masa gangliónica posterior, las cuales se distribuyen por el foco ovoideo; y 3.ª, en fin, una *corriente de fibras oblicuas* que, partiendo de la citada pléyade granular posterior, cruza el mencionado sistema de conductores radiales para penetrar en el epióptico, donde se terminan de un modo desconocido. Este último grupo de fibras, difícilmente coloreable por el método de Golgi, pero más ó menos intensamente teñido por la hematoxilina ferruginosa y el nitrato de plata reducido, es el que presta especialmente á la porción lateral de la capa fibrilar la apariencia de kiasma.

En suma, los principales conductores de la capa fibrilar, los que por su dirección radial, conexiones en los pisos del epióptico, regularidad de distribución y origen central, podemos considerar hipotéticamente como un sistema de fibras receptoras, no constituyen kiasma.

Capa plexiforme profunda ó principal del *cuerpo ovoideo* de Cucatti.—A semejanza de la estratificación de igual nombre del epióptico, exhibe también esta zona varias estratificaciones ó pisos de ramificación, entre los cuales son particularmente diferenciables el primero ó posterior, el segundo ó intermediario, y el tercero ó principal (fig. 11, C).

Piso primero ó posterior.—En él tienen su paraje de distribución dos órdenes de conductores, los centrípetos y los centrífugos.

Los *centrípetos* son fibras finas desprendidas de la capa fibrosa y que pueden seguirse hasta el epióptico. Después de un curso tangencial más ó menos extenso por delante del estrato plexiforme, tales conductores se acodan, penetran bruscamente en el piso primero y se resuelven en una arborización alargada, de ramas cortas y varicosas (fig. 11, *r*).

Los *conductores centrífugos* son de dos clases, anteriores y posteriores. Los posteriores aseméjanse notablemente, por la forma de su arborización terminal, á los descritos en la capa plexiforme superficial ó posterior (fig. 10, *d*). Aunque no hemos fijado su procedencia, parécenos que provienen de ganglios centrales, llegando entremezclados con las expansiones receptoras destinadas al epióptico. Su arborización terminal es muy característica, consistiendo en una serie apretada de ramúsculos radiados, flexuosos y fuertemente varicosos, que ocupan la mitad ó acaso solamente el tercio externo del piso primero. Muchas de estas ramillas son colaterales, nacidas en ángulo recto de las referidas fibras centrífugas.

Los conductores centrífugos *anteriores* son finísimos, abordan el piso

primero por su capa profunda y representan la porción más alta de la arborización terminal de ciertas fibras centrífugas que cruzan la zona plexiforme profunda (fig. 11, *m*).

Piso segundo.—Es delgado y en él se dilatan y terminan especialmente ciertas fibras centrífugas gruesas, que atraviesan oblicuamente la capa plexiforme profunda. Del ramaje aplanado porque acaban tales conductores despréndense algunas delicadas ramas distribuídas en el piso primero (fig. 11, *s*).

Piso tercero.—Abarca los dos tercios ó acaso más de toda la zona plexiforme profunda y está construído por un plexo nervioso apretadísimo, en el cual concurren numerosos elementos. Entre los aferentes ó centrípetos contamos: *a*) las expansiones de los granos de la formación ganglionar anterior y posterior; *b*) y las fibras llegadas, al parecer, del epióptico. Entre los centrífugos ó eferentes cabe diferenciar estos otros dos: expansiones gruesas de origen cerebral y prolongaciones finas de igual procedencia.

a) *Expansiones de los granos.*—La capa plexiforme profunda es el territorio donde preferentemente se termina la expansión de los granos posteriores, es decir, de las pléyades de pequeñas células residentes en la *formación ganglionar posterior* (fig. 11).

Estas expansiones llegan por dos caminos: el directo y el indirecto.

Las expansiones directas cruzan el foco laminar y en dirección dorsofrontal abordan la plexiforme profunda y se terminan mediante una ramificación sobria, varicosa, algo alargada, en los diversos pisos de la zona plexiforme profunda (fig. 11, K).

Las expansiones indirectas, mucho más numerosas, pasan antes por fuera del cuerpo ovoideo por entre los haces radiados de la capa fibrilar, arquéanse después para marchar hacia adentro y tomar parte en la constitución de este estrato y, en fin, doblándose casi en ángulo recto, ingresan en la zona plexiforme profunda, donde acaban también mediante un penacho de ramos varicosos. El paraje en que preferentemente se alinean estos penachos es el centro del piso segundo.

Además de las expansiones de los granos posteriores, asaltan también la capa plexiforme profunda prolongaciones de los granos anteriores (*masa ganglionar anterior*). Estas expansiones son menos numerosas que las precedentes, y sobre su modo de terminar no podemos exponer detalles por la rareza con que tales conductores atraen el cromato argéntico. En fin, citemos fibras llegadas del epióptico (fig. 11, *j*).

Fibras centrífugas. — Representan el principal factor constitutivo de la zona plexiforme profunda, donde generan un plexo apretadísimo y de enorme complicación. Este plexo (fig. 10, D), cuyas fibras se hacen más

delicadas conforme se extienden por territorios más posteriores, abarca toda la masa medular interna ó cuerpo ovoideo, á excepción de aquella delgada banda superficial ocupada por las borlas terminales del plexo centrífugo del primer piso (fig. 10, *d*).

Atendiendo al diverso espesor de sus fibras, podría ese citado plexo dividirse en *porción anterior*, constituída de tallos robustos arciformes y dirigidos en gran parte de fuera á adentro (fig. 10, G), y *porción posterior*, formada por las ramas de los tallos precedentes, las cuales, brotadas en ángulo recto ó casi recto, marchan en sentido antero-posterior, subdividense y adelgázanse sucesivamente, hasta asaltar la frontera separatoria con el piso primero, en donde acaban libremente. Muchas ramitas terminales finas se arquean y parecen retroceder para acabar en los pisos medio y profundo del cuerpo ovoideo.

El importante plexo terminal que nos ocupa resulta de la arborización final de una vía de origen central compuesta de voluminosos conductores (fig. 10, G). Este robusto haz marcha primero oblicuamente, costeando á más ó menos distancia la frontera anterior é interna del cuerpo ovoideo, dirígese luego hacia atrás y adentro y se parte en dos corrientes: la *superficial* ó *posterior*, que parece perderse en el foco, llamado por Viallanes *tubérculo óptico* y por Kenyon *cuerpo óptico*; y la *corriente anterior*, que, marchando en dirección transversal á través del protocerebrón, genera una importante comisura interóptica ya señalada por los autores (Viallanes, Cucatti, Kenyon, etc.).

Algunas fibras del plexo centrífugo citado parecen emanar de corpúsculos voluminosos residentes en la frontera anterior del cuerpo ovoideo (figura 10). También contribuyen á complicarlo, según dejamos dicho, ciertas fibras finas y numerosas emanadas de los granos de la masa gangliónica anterior (fig. 10, C).

Vías ópticas centrales. — De todos los ganglios descritos, *epióptico*, *masa medular interna ó cuerpo ovoideo con su foco laminar ó porción plexiforme* superficial, se ven emerger diversos cordones nerviosos que, marchando hacia adentro y en otras direcciones, acaban por perderse en conglomerados neuronales del protocerebrón ó generan comisuras transversales. Particularmente robustas son las vías procedentes de la plexiforme profunda y de la capa fibrilar mediante entre ésta y el foco laminar.

Las vías ópticas brotadas ó terminadas en los focos visuales de los insectos han sido minuciosamente exploradas por Viallanes, Bellonci, Cucatti y, sobre todo, por Kenyon, que ha aplicado con éxito á su estudio el método del cromato de plata. Sin embargo, á causa de la insuficiencia de los métodos, que no siempre revelan claramente el carácter dendrítico ó axónico de un conductor, los esquemas dados por aquellos sabios

son, en gran parte, congeturales. Igual carácter poseen los imaginados por Viallanes y Parker (1) para los centros ópticos de los crustáceos, animales que coinciden con los insectos, en cuanto al plan estructural de los órganos visuales.

Nuestras investigaciones, aún no terminadas, coinciden en muchos extremos con los resultados obtenidos por Kenyon. Mas después de comparar nuestros preparados con las figuras dadas por éste y otros sabios, hemos adquirido también la persuasión de que existen todavía muchas lagunas y puntos dudosos, que deben ser sometidos á un nuevo y escrupuloso análisis, si aspiramos á esclarecer definitivamente la homología de dichos cordones ópticos y el papel fisiológico que desempeñan, tanto en los reflejos visuales como en los actos voluntarios del insecto.

Lo incompleto de los datos recogidos hasta ahora por nosotros, y la esperanza de disipar en parte, con nuevas exploraciones, la incertidumbre que todavía nos embaraza, obliganos á diferir para más adelante la publicación de nuestros estudios acerca de los cordones ópticos, así como los resultados obtenidos sobre la estructura del protocerebrón y sus vías aferentes y eferentes.

Homología de la retina y focos ópticos de los insectos.—Como el lector habrá visto por la reseña de los resultados obtenidos, son éstos escasos y sumamente incompletos. Dada tal penuria de datos, por imposible tenemos el tomar posición en el debate entablado entre los fisiólogos acerca del mecanismo de la visión de los artrópodos; prematuro y ocasionado á graves errores estimamos también discutir las opiniones vertidas por los autores clásicos, así como por Radl y Vigier, sobre la significación del doble kiasma óptico de los insectos y crustáceos. Preciso es declararlo con franqueza. Todas estas hipótesis y plausibles tentativas de interpretación fisiológica son todavía prematuras. Las teorías sobre la visión del ojo compuesto, sobre la significación de los cruces ópticos, así como sobre el lugar y forma de la imagen mental visiva, han de asentarse sobre un perfecto ó casi perfecto conocimiento de la estructura del aparato foto-receptor y de la organización de las estaciones ópticas profundas. Con lo cual no queremos decir que rechacemos en principio el examen de tan atractivos problemas. Las hipótesis fisiológicas representan la consecuencia inevitable de la labor anatómica; mas sólo son fecundas para la biología cuando el análisis histológico ha alcanzado su sazón. Más adelante, si en las investigaciones que pensamos emprender nos acompaña la fortuna, trataremos de interpretar, á la luz de los postulados formulados por nosotros en otro trabajo, la significación del

(1) *G. H. Parker:* The Retina and Optic Ganglia in Decapods. especially in *Astacus. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel.* Bd. XII, 1897.

kiasma externo y la forma probable de la representación mental óptica de los insectos (1).

En el ínterin, uno de los pocos frutos teóricos acarreados por el análisis estructural precedente, es la notable analogía existente entre la retina de los insectos y la de los cefalópodos. Esta comparación, facilitada hoy por los excelentes trabajos de Lenhossék (2) y Kopsch (3) relativos á la retina de estos animales, resulta muy instructiva, sobre todo si se la completa confrontándola complementariamente con la retina de los vertebrados inferiores.

En la fig. 12 presentamos en esquema comparado las tres retinas de los insectos, de los cefalópodos y de los vertebrados. Las analogías entre la de los primeros y segundos saltan á la vista. La capa de los bastones de los cefalópodos corresponde á la zona de las ommatidias de los insectos y á la de los bastoncitos y conos de los vertebrados. Aparte las diferencias nacidas de la particular adaptación á la forma del aparato refractor, esta zona se caracteriza por exhibir largas células cilindroides sensibles á la luz y rodeadas por forros pigmentarios. Una particularidad interesante distingue, sin embargo, la zona de los bastones de los insectos: el núcleo no ha emigrado como en los cefalópodos y vertebrados á las zonas profundas, sino que yace dentro de la porción periférica de la neurona bacilar, la cual, para no turbar la función foto-receptriz con la presencia del núcleo, ha relegado éste á la corteza protoplásmica exterior de las retínulas y diferenciado expresamente para la mencionada función ciertos listones é pilastras foto-sensibles, los *rabdomas*.

Lo que llamamos, pues, en los vertebrados *zona de los granos externos* ó *cuerpo de las células visuales*, no aparece en los insectos diferenciado como zona especial, ya que los núcleos de los bastones que habrían de formarla residen en el mismo espesor del segmento foto-sensible del aparato receptor (fig. 12, B).

Una cuestión interesante plantea el diverso comportamiento de las expansiones descendentes de los bastones ó fibras de las retínulas. Los rabdomas de cada ommatidia ¿son fisiológicamente idénticos? ¿No podría ocurrir que, á la manera de la retina de los vertebrados, existieran en los insectos dos órdenes de fibras receptoras? Y en tal supuesto, ¿cuáles rabdomas representan á los conos y cuáles á los bastones?

Cuestión es esta difícil de resolver por falta de datos suficientes acerca

(1) *Cajal:* Estructura del kiasma óptico y teoría de los entrecruzamientos nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, tomo III, 1898.

(2) *Lenhossék:* Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 47, 1896.

(3) *Kopsch:* Das Augenganglion der Cephalopoden. *Anat. Anzeiger.* Bd. XI, 1895.

de la capacidad analítica cualitativa del ojo de los insectos (1). En ausencia de hechos positivos relativos á la sensación visual del insecto (en cuanto ésta nos es accesible por vía de inducción fundada en las reacciones del animal en presencia de formas coloreadas ó incoloras), algo cabe congeturar, empero, si al efecto aprovechamos el criterio morfológico comparativo. Sabemos que en los vertebrados los conos se terminan más abajo que los bastones, al nivel de la capa plexiforme externa y me-

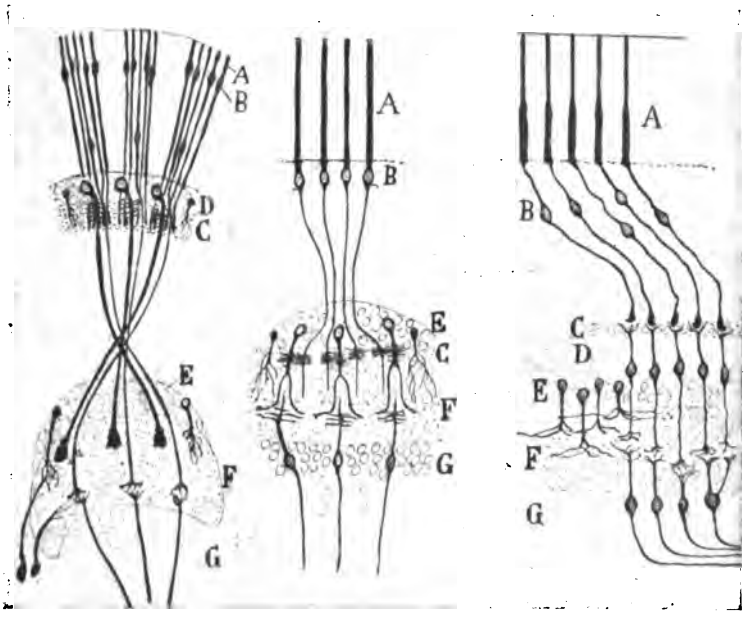


Fig. 12. — Esquemas destinados á facilitar la comparación entre las retinas de los insectos (muscidos) cefalópodos y vertebrados. La figura de la izquierda representa la retina de la mosca; la del medio corresponde á la retina de los cefalópodos (*Eledone*, según v. Lenhossék), y, en fin, el dibujo de la derecha nos presenta la retina de un ave en la porción vecina á la foseta central. Las letras iguales señalan las zonas ó formaciones homólogas de las tres retinas. — A, Capa de los bastones; B, Capa de los granos externos ó cuerpos de las células visuales; D, Capa de los corpúsculos bipolares (2.ª neurona visual); E, Capa de las células amacrinas; F, Capa plexiforme interna; G, Capa de las células gangliónicas (en los insectos esta zona hállase dislocada).

diante un pie ramificado, y que los bastones, además de terminarse en zona más superficial, no se ramifican jamás, acabando mediante una esfera lisa. Recordemos también que mientras un pie de cono se conexiona

(1) La cuestión de saber si los insectos ven los colores, dista mucho de estar resuelta. Para Lubbock, ello no ofrecería duda; mas otros autores, tales como Plateau, dudan de que dichos animales perciban el color. En fin, autores hay que niegan al insecto hasta la capacidad de recibir la impresión visual organizada en imagen.

individual ó casi individualmente con el penacho externo de una bipolar, las fibras terminales de los bastones, reunidas en grupo numeroso, se articulan con el penacho de una bipolar especial (*bipolar para bastón*).

En vista de estos atributos diferenciales de conos y bastones, ¿cómo desechar la sugestión de que los rabdomas cortos articulados en grupo con el tallo de una neurona del perióptico representan los bastones, en tanto que los rabdomas largos, ó mejor dicho, las fibras que los continúan y que se terminan en el epióptico á favor de un penacho terminal, representan los conos? Por consiguiente, y salvadas las reservas impuestas por la dificultad del asunto, nos inclinamos á admitir que el rabdoma central de cada ommatidia es homólogo del cono de los vertebrados, mientras que los demás rabdomas representan los bastones. Inútil es advertir que esta opinión representa mera conjetura necesitada de apoyo en otras observaciones.

La *zona de los granos internos* de la retina de los vertebrados está constituída en los insectos por los *granos* ó *neuronas del perióptico* correspondientes á una zona especial de los cefalópodos, descrita por Lenhossék con el nombre de *granos externos*. En efecto, lo característico de esta zona consiste en alojar la segunda neurona visual, esto es, el corpúsculo llamado célula bipolar, provista en los vertebrados de dos expansiones opositopolares, y que en los invertebrados exhibe, de conformidad con la ley morfológica general, la figura monopolar (fig. 12).

Pero en los insectos, la capa de los granos internos se ha segmentado en dos zonas, que se han alejado notablemente: la zona de los *granos internos periféricos*, donde residen las *células bipolares* y verosímilmente las *horizontales* (D), y la zona de los *granos internos profundos* (capa celular periférica del lóbulo óptico ó epióptico), donde se han refugiado las células amacrinas ó espongioblastos (E). Si bien se considera, esta subdivisión en dos zonas bien diferenciadas se da ya en los vertebrados, puesto que en el piso profundo de la capa de los granos internos aparecen confinadas en formación homogénea las células amacrinas; pero en dichos animales ambas subzonas con contiguas y parecen una sola.

No menos evidente se nos presenta la homología de la *zona plexiforme externa*, lugar, como es sabido, de la articulación de la primera con la segunda neurona retiniana (C). Esta capa hállase, en los insectos, representada por la *subzona plexiforme* del perióptico, territorio á cuyo nivel las dendritas de las *bipolares* se articulan con las terminaciones de las fibras ópticas cortas. Ni debe apartarnos de esta homología la singularidad, también observada por Lenhossék en los cefalópodos, de que la capa plexiforme externa esté situada por debajo y no por encima de los corpúsculos bipolares (células del perióptico); porque este hecho, debido

á la dislocación del núcleo de la célula bipolar, tiene precedentes en la retina de los vertebrados. Nuestras investigaciones y las de Dogiel han demostrado hace tiempo en la retina de los peces, batracios y reptiles, la existencia de bipolares dislocadas, en un todo semejantes á las descritas por Lenhossék en los cefalópodos y por Vigier en los muscidos, esto es, células cuyo soma se transforma en monopolar, por yacer por encima de la capa plexiforme externa y en las que, por consiguiente, el aparato colector brota del tallo descendente. Y por cierto que, bajo este aspecto, la *bipolar dislocada de los insectos* se aproxima á sus homólogas de los cefalópodos, hasta en el detalle de ofrecer multitud de ramas ó dendritas transversales, nacidas en ángulo recto de la porción inicial del tallo descendente.

El mayor contraste estructural que, por comparación con la retina de los vertebrados, nos ofrece la de los insectos, es la enorme longitud de las expansiones profundas de las células foto-receptrices, particularidad que llega hasta afectar la forma de cordón nervioso independiente. Tan interesante disposición no es, sin embargo, peculiar de los articulados; las investigaciones de Lenhossék, comprobadas por Kopsch, han revelado que el llamado nervio óptico de los cefalópodos no es otra cosa sino el conjunto de las prolongaciones descendentes de los conos ó células visuales. En los vertebrados, sólo en los bordes de la foseta central de la retina (hombre, aves y reptiles) se halla algo parecido (estiramiento notable de la expansión profunda de los conos), aunque sin acarrear disposiciones macroscópicas comparables á las de insectos y cefalópodos. En los muscidos, sin embargo, el llamado *nervio óptico* no es una formación homogénea como en los cefalópodos, sino un complexo de conductores donde figuran, por lo menos, estos tres factores: expansión profunda de los granos externos, fibras ópticas largas y fibras centrífugas para el perióptico.

Capa plexiforme interna.—Es indudable que el epióptico de los insectos (lóbulo óptico) corresponde á estas dos zonas de la retina de los vertebrados: *capa de las células amacrinas* y *zona plexiforme interna.* Bajo este aspecto, el lóbulo óptico de los insectos se comporta como el de los cefalópodos, donde Lenhossék halla también representadas ambas estratificaciones: una periférica, compuesta de bipolares (granos externos de este autor) y de espongioblastos, y otra interna estratificada, donde entran en conexión los pies terminales de los conos con los ramajes colaterales de las células bipolares.

Mas en los insectos se da una disposición original sin representación, al parecer, en los cefalópodos y vertebrados. Las fibras ópticas largas prolónganse hasta la capa plexiforme interna, conexionándose con los corpúsculos gangliónicos, sin intermedio de neuronas bipolares ó inter-

cálares. Nótase igualmente que los corpúsculos gangliónicos no construyen capa concéntrica por debajo de la plexiforme interna, sino que han emigrado á regiones más profundas, acumulándose á los lados y en torno de masas gangliónicas centrales.

Aquí debe cesar el paralelo. Los centros ópticos profundos de los insectos, particularmente *el ovoideo* y su *cuerpo laminar*, así como sus masas gangliónicas limítrofes, son harto poco conocidos para poder precisar sus homologías. Además, en los artrópodos, la organización de los centros ópticos profundos parece obedecer á un plan estructural completamente específico.

Dado el estado actual de nuestros conocimientos, consideramos aventuradísimo formular analogías entre los centros ópticos (cuerpo geniculado externo y lóbulos ópticos) de los vertebrados y los de los animales articulados. Porque pudiera suceder que en tan bajo peldaño de la escala zoológica, hasta el lugar de la sensación visual se muestre cambiado. Sabido es que en los mamíferos y aves la corteza cerebral representa el centro visual perceptivo; en los peces y batracios este centro hállase con toda verosimilitud constituído por los lóbulos ópticos. Y en vista de este proceso de concentración filogénica del centro de la visión mental, cabe preguntar: ¿Ha recorrido en los articulados dicha emigración su primera etapa? ¿No podría suceder que en ellos el centro perceptivo resida todavía en la retina y esté representado por el epióptico ó porción profunda de la misma? Sólo el porvenir podrá aclarar estas dudas y, esclareciéndolas, aportar los datos necesarios para fundar una teoría racional del proceso visual de los insectos.

Entre tanto, los escasos y fragmentarios datos recolectados nos permiten ya reconocer que el epióptico ó lóbulo óptico de los insectos y crustáceos representa la porción profunda de la retina de los vertebrados, y que, en consecuencia y por comparación con el órgano visual de éstos, es dable formular una nomenclatura más racional de las capas retinianas. Nosotros proponemos la siguiente:

Prescindiendo del aparato refractor, extraño al factor nervioso del ojo compuesto, la retina de los insectos consta de:

1.° *Capa de los cilindros foto-sensibles* (extremos ensanchados de los rabdomas).

2.° *Capa de los cuerpos de los bastones* ó células foto-sensibles. Podría llamarse también de los *núcleos ó granos externos*, puesto que equivale á la zona de este nombre de los vertebrados.

3.° *Capa de las células monopolares externas* (lámina ganglionar externa ó perióptico), equivalente á la subzona de las *células bipolares* de la retina de los vertebrados.

4.° *Capa plexiforme superficial ó externa* (*neuromatidias* de Viallanes, porción plexiforme del perióptico), equivalente á la *zona plexiforme externa* de la retina de los vertebrados.

5.° *Capa de las prolongaciones ópticas* (*nervio óptico* de los autores).

6.° *Capa de las células amacrinas ó espongioblastos* (*ganglio en cuña y coronas granulares* del epióptico, de Viallanes). Esta es la primera capa del pretendido *lóbulo óptico.*

7.° *Capa plexiforme interna ó profunda* (*masa medular externa*, de Viallanes, *cuerpo estratificado*, de Bellonci). Corresponde á la *zona plexiforme interna* de la retina de los vertebrados.

Las zonas primera hasta la quinta comprenden lo que podríamos llamar *porción periférica ó externa de la retina*, mientras que la sexta y séptima representan la *porción profunda ó interna de la misma.*

Los demás órganos ópticos (*cuerpo ovoideo*, el *laminar*, las *masas ganglionicas pre y post-cerebrales*, etc.), son harto poco conocidas en su organización para hacerlas entrar en un plan de nomenclatura basado en el doble principio de las homologías y de la estructura.

22 de Diciembre de 1909.

CONTRIBUCIÓN AL ESTUDIO

DE LOS

GANGLIOS DE LA SUBSTANCIA RETICULAR DEL BULBO

CON ALGUNOS DETALLES CONCERNIENTES Á LOS FOCOS MOTORES Y VÍAS REFLEJAS BULBARES Y MESOCEFÁLICAS

POR

S. RAMÓN CAJAL

La asociación del método embrionario con la coloración selectiva del nitrato de plata reducido, suministra, en lo que toca al origen de los nervios motores y á la morfología y situación de las neuronas asociativas de grandes dimensiones, datos interesantes que pueden servir para completar los resultados logrados por los demás procederes, tales como el de Golgi, el de Weigert, el de Marchi y el de la degeneración retrógrada de v. Gehuchten.

Ya en trabajos anteriores (1) hemos procurado contrastar en los embriones de aves, de pez y de mamífero los resultados de los métodos comunes con las claras y precisas imágenes debidas al proceder argéntico embrionario, consiguiendo el hallazgo de algunos hechos interesantes y la consolidación definitiva de opiniones y observaciones incompletas ó muy discutidas. Camino semejante han seguido con resultados

(1) *S. R. Cajal:* Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario para el estudio de los focos motores y sensitivos. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo III, 1904.

Ibid.: Sur un noyau spécial du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux.

Ibid.: El ganglio intersticial del fascículo longitudinal posterior en el hombre y diversos vertebrados.

Ibid.: Terminación periférica del nervio acústico de las aves.

Ibid.: Los ganglios centrales del cerebelo de las aves.

Ibid.: Les ganglions terminaux du nerf acoustique des oiseaux. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo VI.

valiosos otros neurólogos, tales como P. Ramón (1), Kappers (2), Goldstein (3), Tello (4), Beccari (5) y últimamente Mesdag (6).

El trabajo actual es la continuación de los anteriores. Cumple á nuestro propósito abordar en los embriones de ave, donde el plan estructural es relativamente sencillo, la investigación de algunos focos de la substancia gris bulbar de difícil análisis en los mamíferos, y estudiar, además, ciertos puntos todavía obscuros concernientes á los núcleos motores y vías reflejas del bulbo, protuberancia y cerebro medio.

Para estas observaciones nos hemos servido de embriones de pollo del sexto al duodécimo días de la incubación, así como de numerosas especies de pájaros recién nacidos y de algunos embriones de mamífero. Las fórmulas de fijación han sido : el alcohol de 96°; la piridina con fijación consecutiva en alcohol; el alcohol amoniacal; el alcohol con veronal (al 2 por 100); y en fin, en algunos casos, la solución de hidrato de cloral al 6 por 100, con tratamiento subsiguiente en alcohol amoniacal (amoniaco 3 gotas, alcohol 50). Las demás operaciones de nitratación y reducción las hemos efectuado como de ordinario.

I

FOCOS DE LA SUBSTANCIA RETICULAR DEL BULBO DE LAS AVES

Uno de los más obscuros problemas de la anatomía bulbar de los mamíferos es el relativo á la significación fisiológica y conexiones de los diversos conglomerados celulares de la substancia reticular, extendida desde la protuberancia hasta la altura del foco del hipogloso. Las investigaciones de Vincenzi (7), Kölliker, Held (8) y nuestras efectuadas con el método de Golgi y procederes comunes, han aportado algunos datos de interés para el conocimiento de la morfología de sus neuronas y de la

(1) *P. Ramón:* Origen del nervio masticador en las aves, reptiles y batracios. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo III, 1904.

(2) *Kappers:* The structur of the Teleostean and Selachian Brain. *The Jour. of comp. Neurol. a. Psych.*, vol. XVI, 1906.

(3) *Goldstein:* Untersuchungen uber den Bau der Vorderhirns, etc., einigen Knochenfische. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 66, 1905.

(4) *Tello:* Contribución al conocimiento del encéfalo de los teleósteos. I. Los núcleos bulbares. *Trab. del Lab. de Invest. biol*, tomo VII, cuad. 1, 2 y 3, 1909.

(5) *Beccari:* Ricerche sulle cellule e fibre del Mauthner e sulle connessioni in pesci ed anfibi. *Arch. di Anat. e di Embriologia*, vol. VI, fasc. 4, 1908.

(6) *Mesdag:* Bijdrage tot de ontwikkelingsgeschiedenis van de Structur der hersenen bij het Kipembryo. Groningen, 1909.

(7) *Vincenzi:* Sulla Morfologia cellulare del Midollo allungato &. Torino, 1885.

(8) *Held:* Beitrage zur feineren Anat. der Kleinhirns und Hirnstammes. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat.* Abtheil, 1898.

marcha parcial de sus axones. Mas tales observaciones no permiten todavía fijar el número de focos de fisiologismo diferente de que dicha substancia reticular se compone, ni precisar debidamente la marcha y terminación de los conductores en ellos nacidos.

Diversos focos de la substancia reticular han sido descritos por los autores que hicieron uso de los métodos comunes, y muy singularmente por Bechterew, Röller y Obersteiner (1). Este último autor distingue en dicha substancia: 1.°, un *nucleus centralis inferior*, ya señalado por Röller, situado no lejos del rafe, detrás del lemnisco externo, entre las olivas bulbares y el fascículo longitudinal posterior; 2.°, el *nucleus centralis superior*, emplazado en el rafe, al nivel de la protuberancia, entre dicho fascículo y la decusación del pedúnculo cerebeloso superior; y 3.°, el *nucleus reticularis tegmenti* de Bechterew, colocado en el plano del foco del motor ocular externo, entre las radiculares de este nervio y la substancia blanca fronteriza del rafe. Estos focos se refieren al hombre, pero se les halla también con variantes no esenciales en los demás mamíferos (gato, conejo, ratón, etc.). Todos ellos, á excepción del *central superior*, que contiene pequeñas y apretadas neuronas, parecen ser de igual naturaleza, ya que comprenden corpúsculos multipolares gigantes y engendran conductores longitudinales de la substancia blanca.

Sobre la significación de dichos núcleos reticulares, tanto Bechterew como Obersteiner parecen inclinarse á estimarlos como centros sensitivos intercalados, homólogos á los focos bulbares de los cordones de Goll y de Burdach. Así, en el *nucleus reticularis tegmenti* penetrarían las fibras del resto del cordón antero-lateral de la médula espinal, y en su seno brotarían axones sensitivos de tercer orden que ascenderían hasta el cerebro, al modo de lo admitido para la cinta de Reil ó lemnisco interno.

He aquí las neuronas de estas vías sensitivas según Obersteiner: 1.ª, neuronas sensitivas ganglionares de la médula ó bulbares con sus colaterales; 2.ª, células funiculares de la médula con sus axones ascendentes prolongados hasta el bulbo; 3.ª, células gigantes de los focos reticulares bulbares (vía de tercer orden), y 4.ª, corteza cerebral. En las células de los focos reticulares podrían influir también colaterales de vías sensitivas bulbares de segundo orden.

Parecidas ideas defiende Kölliker (2), quien, habiendo estudiado la substancia reticular en los mamíferos con ayuda del método de Golgi, señala de preferencia un gran foco de corpúsculos gigantes residente en la re-

(1) *Obersteiner:* Anleitung beim Studium der Baues des nervösen Centralorgane, &. 4 Aufl., 1901.

(2) *Kölliker:* Die feinere Bau der verlangerten Markes. *Anat. Anzeiger.* Bd. 14-15. 1891.—Lehrbuch der Gewebelehre. 6 Aufl., 2 Bd., 1896.

gión del facial y motor ocular externo, foco que corresponde verosímilmente al *nucleus reticularis tegmenti* de Bechterew del hombre. Este núcleo, que designa *nucleus magnocellularis difusus*, recibiría colaterales de las vías sensitivas secundarias del bulbo y generaría axones directos y cruzados que pasarían á la substancia blanca bulbar para convertirse en vías longitudinales conexionadas, mediante colaterales, con los focos motores. Algunos axones constitutivos de tales vías se dividirían en Y, formando ramas ascendentes ó descendentes y hasta varios conductores diseminados por diversos haces de la substancia blanca, según indicó ya Held. En suma, para Kölliker el *núcleo magnocelular* representaría una estación sensitiva de tercer orden.

Nuestras observaciones (1) confirmaron en principio los resultados del sabio de Wuzburgo. También para nosotros las neuronas de la substancia reticular marchan, tras un itinerario variable, hacia los fascículos de la substancia blanca, continuándose en ésta con un tubo robusto longitudinal, generalmente descendente, dividido á veces en rama proximal y caudal; pero en nuestro sentir, las células de la substancia reticular no constituyen formación fisiológicamente homogénea. En ella podrían existir focos asociativos motores y sensitivos. Y atendiendo á la posición y conexiones de sus células, hubimos de diferenciar cuatro pléyades, á saber: 1.ª La *pléyade ó núcleo del rafe*, situada en los roedores en la mitad anterior de la línea media y caracterizada por constituir una comisura protoplásmica y dirigir sus axones á la región del resto del cordón lateral. 2.ª El *foco magnocelular ventral*, situado no lejos de la vía piramidal á una altura inferior á la de los focos acústicos y cuyos principales atributos son, aparte su posición, el conexionarse con colaterales de la vía motriz y dirigir de preferencia sus axones, convertidos en longitudinales, al tercio medio de la substancia reticular blanca. 3.ª El *foco magnocelular dorsal*, residente á la altura de los focos acústicos en la mitad dorsal de la substancia reticular blanca y cuyos cilindros-ejes, dirigidos hacia atrás, constituyen, por detrás de la vía del foco precedente, una corriente descendente emplazada en la frontera dorsal de la mencionada substancia. Sus células, de gran tamaño, recibirían impulsos sensitivos de colaterales brotadas de las fibras arciformes originadas en la substancia gelatinosa del trigémino, sin excluir conexiones con otros órdenes de vías centrípetas. 4.ª En fin, las *pléyades laterales de células de la substancia reticular gris* que no parecen formar foco separado y cuyos axones constituyen vías longitudinales emplazadas en esta misma substancia.

(1) *Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo, etc., 1895.

Citemos aún que en diversos trabajos (1) hemos consignado también el hecho de que la substancia reticular en las regiones bulbares situadas al nivel y más abajo del foco del facial, emiten axones que, dirigidos primeramente en sentido ventro-dorsal, tuercen después para cruzar el rafe y continuarse con fibras del fascículo longitudinal posterior, y que, últimamente, habiendo utilizado los métodos neurofibrillares hemos demostrado en torno de los gruesos corpúsculos de la substancia reticular nidos de mazas y botones como los hallados por Held, Auerbach y nosotros en los focos motores medulares (2).

En suma, aparte la división en pléyades del foco magnocelular de Kölliker (que corresponde al *nucleus reticularis tegmenti* del hombre), el resultado más interesante de nuestras observaciones, recaídas de preferencia en el ratón de pocos días, es la averiguación de que los axones del mencionado foco constituyen dos vías independientes: *una contralateral*, emplazada en el fascículo longitudinal posterior é inmediaciones, y *otra homolateral*, situada en la frontera posterior de la substancia reticular, en aquella región donde se concentran las vias sensitivas secundarias del vago y glosofaríngeo.

Los focos de la substancia reticular constituyen una disposición constante en la totalidad de los vertebrados. En todos sus tipos han sido observados, y aun pudiera decirse que ganan en importancia relativa conforme se desciende en la escala animal. Así, en los peces, como han mostrado diversos autores, singularmente Edinger (3) y Tello (4), los corpúsculos de dicha substancia ó *focos segmentales*, son varios; constan de células valuminosas y se disponen en columna extendida, al modo de lo ocurrido en los mamíferos, desde la región del foco masticador hasta la proximidad del hipogloso. Gracias á la selección argéntica, Tello ha seguido sus axones, notando que, en su mayoría, concurren en el fascículo longitudinal dorsal ó inmediaciones, constituyendo en él vías homolaterales y contralaterales en gran parte descendentes. También Beccari (5) ha reproducido algunos corpúsculos de la substancia reticular en los embriones de trucha tratados por el nitrato de plata.

La bibliografía, tocante á la substancia reticular de las aves, redúcese

(1) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo y origen de los nervios encefálicos. *Anal. de la Socied. españ. de Hist. nat.*, Febrero 1895.

(2) *Cajal:* Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados, etc., tomo II. (Traducción francesa, 1910).

(3) *Edinger:* Vorlesungen uber der Bau der nervösen Centralorgane der Menschen und Thiere. 5 Aufl., 1896.

(4) *Tello:* Contribución al conocimiento del encéfalo de los teleósteos. Los núcleos bulbares. *Trab. del Lab. de Inves. biol.*, tomo VII, 1909.

(5) *Beccari:* Loc. cit.

á breves noticias incidentales, sin detalles en lo que toca á la marcha de los axones. Digno de ser citado es, sin embargo, Mesdag (1), autor que habiéndose servido en los embriones de pollo del método del nitrato de plata reducido, ha descrito y dibujado el axon de algunos corpúsculos de dicha substancia, emplazados en el plano del núcleo del facial y motor ocular externo. Dichos axones abordarían, según Mesdag, tanto el fascículo longitudinal homolateral, como el contralateral, confirmándose así nuestras ya antiguas observaciones acerca del origen del citado fascículo en los mamíferos. Muy expresivas son, con relación á este punto, las figuras 21, lámina 3, la 38, lámina 9, y la 10, lámina 6, donde aparecen diversos corpúsculos gigantes de la substancia reticular.

Urge, sin embargo, ejecutar un estudio sistemático de la substancia reticular en la serie animal, determinando con escrupulosidad el número de sus focos y la marcha y paradero de sus axones, al objeto de recoger los datos sobre qué fundar, en su día, un concepto racional del fisiologismo de tales conglomerados. El presente trabajo, concerniente á las aves, es el primero de la serie que, con esta mira, pensamos emprender.

Nuestras observaciones han recaído, según dejamos dicho, en embriones de ave y en pájaros recién nacidos. El nitrato de plata reducido colorea las células gigantes de la substancia reticular desde el tercero ó cuarto día de la incubación, simultáneamente con los corpúsculos motores; pero un estudio topográfico eficaz y cuyos resultados puedan en principio generalizarse al adulto, debe efectuarse en los animales recién nacidos ó en los embriones del pollo desde el noveno al décimo día de la incubación, época para la cual los focos motores y sensitivos están bien desarrollados y se han diferenciado las principales vías de la substancia blanca bulbar.

Exploradas sistemáticamente series de cortes frontales que comienzan en la región del patético y terminan al nivel del foco del hipogloso, el bulbo de las aves nos releva varios núcleos escalonados de arriba á abajo, que distinguiremos por su posición y morfología en : 1.°, *núcleo superior ó magno-celular principal*; 2.°, *núcleo medio ó del rafe*; 3.°, *núcleo magno-celular inferior*, y 4.°, *núcleo diseminado ó tangencial*. Estos focos, que separamos por comodidad descriptiva, hállanse más ó menos continuos, y forman, en realidad, conglomerados de una columna vertical de neuronas gigantes y medianas, extendida desde por encima del plano del nervio masticador hasta la vecindad del hipogloso. En la descripción que sigue, nosotros haremos referencia á los elementos voluminosos, porque son los únicos que muestran bien sus atributos en las preparaciones del nitrato de plata reducido.

(1) *Mesdag:* Loc. cit.

1.° **Núcleo superior ó magno-celular principal.** — Este foco, que nada tiene que ver con el *nucleus centralis superior* de Obersteiner, corresponde, en los mamíferos, sobre poco más ó menos, al foco *magno-celular* de Kölliker y al *nucleus reticularis tegmenti* de Bechterew. Identifícase igualmente con las dos pléyades, dorsal y ventral, de nuestro núcleo magno-celular, pléyades que, en las aves, no aparecen bien deslindadas.

El presente núcleo es el más extenso ofrecido por el bulbo de las aves. Reside á la altura del foco principal del nervio masticador (fig. 1), pro-

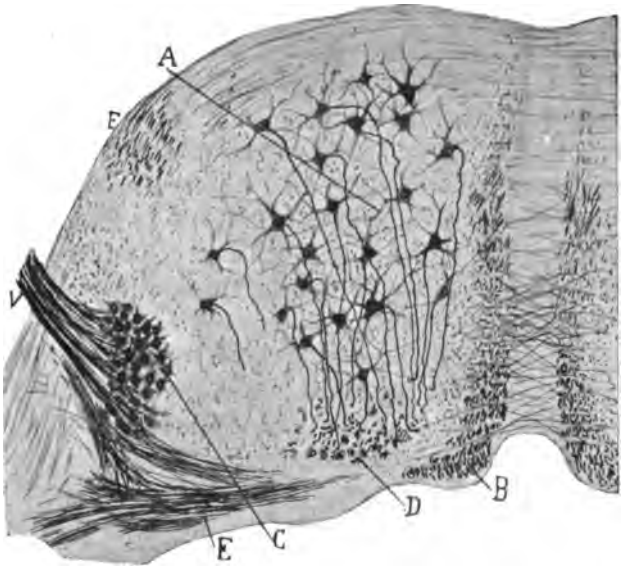


Fig. 1. — Corte del bulbo al nivel del nervio masticador. Embrión de pollo del 10.° día.— A, foco superior ó magno-celular principal de la substancia reticular; B, fascículo longitudinal posterior; C, núcleo masticador principal; D, vía del foco magno-celular superior; V, nervio trigémino.

longándose caudalmente hasta la región del facial y acústico (fig. 4, C). Por encima del masticador las células se hacen sucesivamente más raras, y cuando los cortes comprenden la altura del foco del patético y cruce del pedúnculo cerebeloso superior, aquéllas han desaparecido por completo.

El área ocupada en el paraje de máximo desarrollo es el nivel del foco del masticador, confinando por dentro con los haces de substancia blanca próximos al rafe (para brevedad llamaremos este macizo lineal de haces nerviosos *muro fibrilar interno*), por fuera con las pléyades del núcleo de dicho nervio, de que se aparta algo, por delante con las fibras arciformes del cuerpo trapezoide y, en fin, dorsalmente con una vía de fibras gruesas diseminadas, limitante de la substancia gris del suelo

ventricular y que no es otra cosa que el conjunto de los axones descendentes emanados del núcleo que nos ocupa con algunas fibras de diversa procedencia (*muro posterior* de substancia blanca).

La morfología de las células responde á la de los corpúsculos motores. Estrelladas y con larguísimas dendritas, tales elementos presentan un armazón neurofibrillar clarísimo y de gran riqueza y elegancia.

Cuando tales elementos son examinados en las aves adultas ó casi adultas, se advierte que cada célula yace en un plexo nervioso intersticial, y que las últimas ramificaciones se terminan sobre el contorno protoplásmico á favor de botones, placas ó mazas de estructura reticulada. En fin, en los preparados de Golgi (pollo del doce al diecisiete día), se reconoce que este plexo pericelular proviene de fibras colaterales nacidas, como en los mamíferos, tanto de conductores arciformes sensitivos como de fibras longitudinales de la substancia blanca.

El axon es muy robusto y fácil de seguir. Nace de cualquier punto del contorno celular, más á menudo de su lado dorsal, y marcha en variedad de direcciones, suministrando á veces tal cual colateral, sólo visible en las enérgicas impregnaciones. Después de un curso variable, la mayoría de estos cilindros-ejes se dirige en sentido antero-posterior, avanza hacia la substancia blanca dorsal ó *muro fibrilar dorsal*, y forma, en fin, en el seno de este muro fronterizo de la substancia gris del suelo ventricular, una vía descendente diseminada de áxones colosales, que destaca perfectamente del resto de la substancia blanca, y que, en adelante, designaremos *vía homolateral del núcleo magno-celular principal*. El paso de las fibras á esta vía longitudinal se verifica en ángulo, es decir, cambiando bruscamente de dirección. No es raro, empero, sorprender una bifurcación en rama ascendente, fina, y descendente, robusta. A veces antes de la bifurcación ó del acodamiento el axon suministra una colateral, que marcha horizontalmente, pareciendo perderse entre las células del foco homolateral ó entre las del opuesto. En la fig. 1, D, mostramos la vía generada por el foco que nos ocupa. Nótese que no es una formación maciza, sino diseminada en haces, y que parece entremezclada con fibras menos espesas de otra procedencia. Esta corriente, ya vista por nosotros en los mamíferos, está emplazada por fuera del fascículo longitudinal posterior, y por detrás del foco del motor ocular externo. Cuando este núcleo ha desaparecido (fig. 2, L), las citadas fibras forman un área irregular que ocupa la porción más dorsal de la substancia reticular. En fin, en los cortes que pasan por el nivel del nervio hipogloso, los robustos conductores de la citada vía subsisten todavía, ocupando una posición más interna y ventral, y prolongándose quizás dentro del cordón antero-posterior hasta la médula espinal.

2.° **Núcleo del rafe.**—Al modo de los mamíferos, el bulbo de las aves exhibe también en el rafe un conglomerado celular emplazado tanto en esta región como en parte de ambos *muros internos*, y continuado superiormente con las pléyades más centrales del foco magno-celular principal. El núcleo del rafe aparece en todo su desarrollo á la altura del motor ocular externo, y ocupa la mitad anterior del rafe. Sus neuronas son acaso más grandes aún que las del foco superior ó principal, pose-

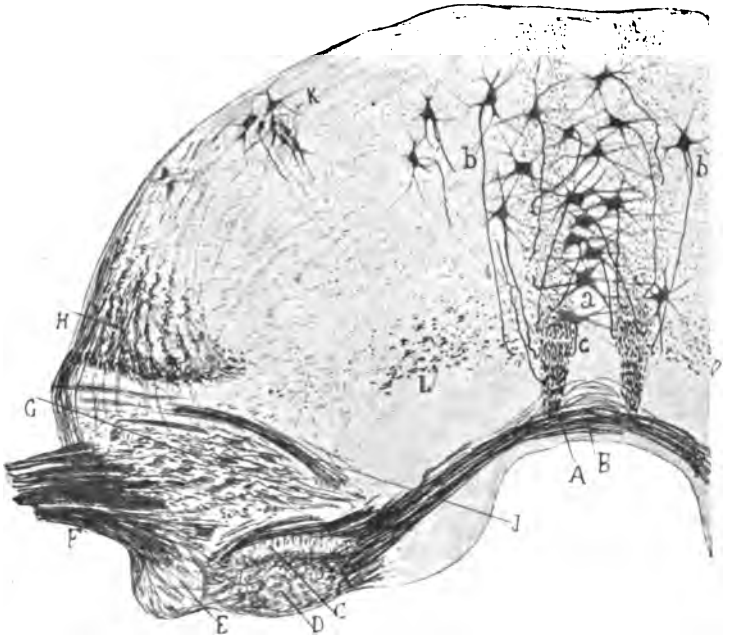


Fig. 2. — Corte frontal del bulbo al nivel de los focos acústicos. Embrión de pollo del 12.° día.—A, fascículo longitudinal posterior; B, vía acústica cruzada; C, ganglio laminar del acústico; D, foco globo-celular de éste; E, foco angular acústico; F, nervio coclear; G, porción descendente del vestibular; J, intermediario de Wrisberg; H, raíz descendente sensitiva del trigémino; L, vía del foco magno-celular superior; *a*, *b*, *c*, células del foco del rafe.

yendo recias dendritas que marchan de preferencia en sentido transversal, cruzando el rafe y distribuyéndose por los intersticios de la substancia blanca limítrofe. Engéndrase así una importante *comisura protoplásmica* (fig. 2, *a*).

Los axones de los corpúsculos de este foco son robustos, variando su itinerario según la situación de la célula de origen. Si ésta yace en pleno rafe, dicha expansión se dirige primeramente hacia afuera, ganando la frontera externa del muro fibrilar interno; luego se acoda, y, sin perder el plano en que circula, marcha hacia atrás. Mas si la neurona yace

fronteriza al rafe ó en pleno muro interno, el axon marcha directamente hacia el dorso. El paradero de estos axones es algo diverso. Los hay que, caminando hacia atrás y afuera se incorporan simplemente á la vía del núcleo magno-celular principal (fig. 2). Pero la mayoría de los axones, y sobre todo los procedentes de células situadas en pleno rafe, se dirigen á los haces del muro fibrilar interno, en la vecindad del cabo dorsal de éste, ó sea del fascículo longitudinal posterior, continuándose ya con las fibras descendentes del lado externo (fig. 2, *b*), ya con las del lado interno (fig. 2, *c*) de dicho muro, ya, en fin, algo más raramente con las del centro. Esta continuación se verifica, de ordinario, por acodamiento, á veces por división en rama ascendente y descendente. La falta de limitación del fascículo longitudinal posterior en el plano bulbar donde yace el foco del rafe, impide saber si varias de las fibras á que aludimos pertenecen al dominio de semejante vía refleja.

El foco del rafe hállase bien desarrollado en el embrión de pollo de diez días. En el pollo y pájaros recién nacidos aparece casi con iguales caracteres, salvo que las células colorables han alcanzado mayor dimensión y son más numerosas. En cambio, en los embriones del quinto día dicho ganglio no se ha modelado aún. Las células destinadas á formarlo parecen venir por emigración de la substancia blanca vecina. Al séptimo día, tales células ganan el espacio que les está consagrado.

3.° **Foco magno-celular inferior.**—En los cortes que interesan el bulbo por debajo del foco del motor ocular externo y acústicos, la pléyade magno-celular principal va sucesivamente restringiéndose, perdiendo sus elementos más externos, pero adquiriendo otros que se acumulan en sentido dorso-ventral por fuera del muro fibrilar interno, y, sobre todo, hacia atrás, en el paraje donde, en planos más caudales, se presentará el núcleo del hipogloso. Esta prolongación caudal, interna, lineal del foco magno-celular principal, constituye el *núcleo magno-celular inferior*. Su apogeo corresponde á la altura del foco del pneumogástrico y glosofaríngeo (fig. 3, B).

El aspecto y dimensión de este núcleo varían según la altura de las secciones. Cuanto más caudales son éstas, menos extenso es el foco y menos voluminosas sus neuronas, que parecen sufrir un movimiento de concentración hacia atrás. En fin, cuando nos hallamos próximos á la aparición del núcleo del hipogloso, las citadas neuronas se congregan en reducida pléyade dorsal apretada, alojada en un golfo que deja la substancia blanca entre el muro interno y la vía del foco magno-celular superior; golfo que desemboca en el área de substancia gris, donde un poco más abajo aparecerán las primeras células del XII par. A la altura del hipogloso, el foco que nos ocupa no ha desaparecido enteramente, según

puede notarse en los pájaros de pocos días. Las neuronas que todavía subsisten son las más ventrales.

Lo que caracteriza este foco y contribuye á individualizarlo es, sobre todo, la vía cruzada que sus axones engendran por detrás y por entre los haces del fascículo longitudinal posterior.

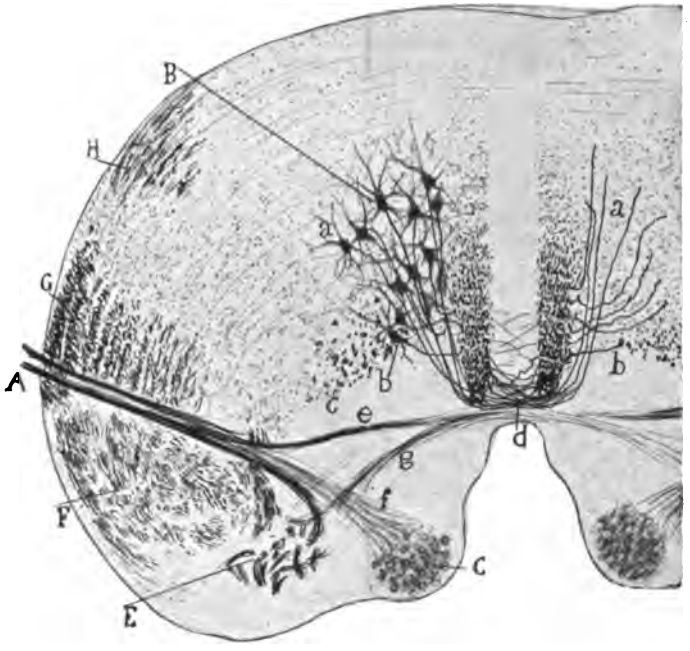


Fig. 3. — Corte frontal del bulbo á la altura del gloso-faríngeo. Embrión del pollo del 10.° día. — A, radiculares del gloso-faríngeo; B, foco magno-celular inferior; C, foco motor del gloso-faríngeo; E, fascículo solitario dorsal; F, porción descendente del vestibular; G, raíz descendente sensitiva del trigémino; *a*, neuronas de axon cruzado; *b*, neuronas de axon directo incorporado al muro fibrilar interno; *e*, radiculares cruzadas del gloso-faríngeo; *d*, quiasma de los axones del foco magno-celular inferior.

En la figura 3 presentamos el origen y la marcha de las fibras emanadas de este foco, tal y como aparecen en los embriones de pollo del noveno día. Bajo el aspecto del curso y paradero de los axones, sus neuronas pueden clasificarse en funiculares, homolaterales y contralaterales.

Las *neuronas homolaterales* yacen más dorsalmente que las otras y suelen afectar un tamaño algo menor (*b*). Yacen también algo más laterales.

Su axon dirígese atrás y adentro, y en distintos planos del muro fibrilar interno, no lejos del cabo posterior de éste, tórnanse descendentes. Aun cuando se incorporan á diversos haces de dicho muro, prefieren los

situados en la frontera externa (fig. 3, *b*). Algunos cilindros-ejes ingresan positivamente en el fascículo longitudinal posterior de su lado, haciéndose descendentes.

Las *neuronas contralaterales* son las más abundantes y voluminosas, y residen, por lo común, más ventralmente, diseminándose según una línea fronto dorsal, que recuerda, por su dirección, la que toman en plano más superior las radiculares del VI par. De ordinario, esta pléyade lineal cesa hacia la mitad anterior de la substancia reticular. Ya hemos dicho que en cortes más inferiores, el núcleo disminuye precisamente por su región frontal. Los axones de estas neuronas generan haces frontodorsales, los cuales ganan la frontera posterior del muro interno, rodean el fascículo longitudinal posterior, cruzan el rafe y se continúan, en fin, con fibras descendentes de este cordón ó de sus haces inmediatos (fig. 3, *a*). El conjunto de estos robustos axones cruzados constituye en el rafe y por debajo del fascículo longitudinal posterior un quiasma perfectamente deslindado, en un todo comparable con el cruce del pedúnculo cerebeloso superior (*d*).

La riqueza en fibras y extensión del citado quiasma varía según la fase evolutiva de los embriones. En el de ocho á diez días el contingente de fibras cruzadas es todavía pequeño y se dispone casi exclusivamente en un plano ó formación arciforme situada por debajo y á los lados del fascículo longitudinal posterior. Mas en los embriones de catorce ó dieciséis días y en los pájaros recién nacidos y de una semana, la decusación contiene mayor número de conductores y éstos no se limitan á la región subventricular, sino que pasan también el rafe por entre los haces del fascículo longitudinal posterior y hasta por regiones más ventrales. Los axones cruzados se hacen longitudinales en diversos parajes de la substancia de dicho fascículo. Algunos abordan el centro de éste, no pudiendo caber duda acerca de su colaboración en la construcción de tan importante vía refleja. Otros ganan su contorno interno, apareciendo limítrofes del rafe. En fin, los hay que se incorporan á porciones más anteriores del muro interno, no pudiendo saber, dada la ausencia de límites ventrales del fascículo longitudinal posterior, si se hallan en la jurisdicción fisiológica de esta vía. Por lo demás, estos axones contralaterales fueron ya observados hace tiempo por nosotros en el bulbo del ratón recién nacido. Las pléyades celulares de que provienen representan el foco magno-celular inferior de los roedores.

4.° **Focos diseminados.** — A la altura del acústico y del foco del motor ocular externo aparecen por fuera y á distancia del núcleo magno-celular principal, que comienza á disminuir, varios pequeños acúmulos separados de neuronas gigantes que, no hallando nombre mejor, designaremos

foco diseminado. Sus pléyades principales son tres: una formada por pocos elementos esparcidos situados detrás de la oliva superior y en la región vecina del nervio vestibular (fig. 4, F); otra, igualmente pobre en neuronas, emplazada por delante y dentro de la oliva superior (fig. 4, D), y, en fin, la última, situada por dentro y algo detrás de la oliva, en el mismo plano del núcleo del facial (fig. 4, E) y caracterizada por exhibir elementos apretados y algo más pequeños que los de los acúmulos precedentes.

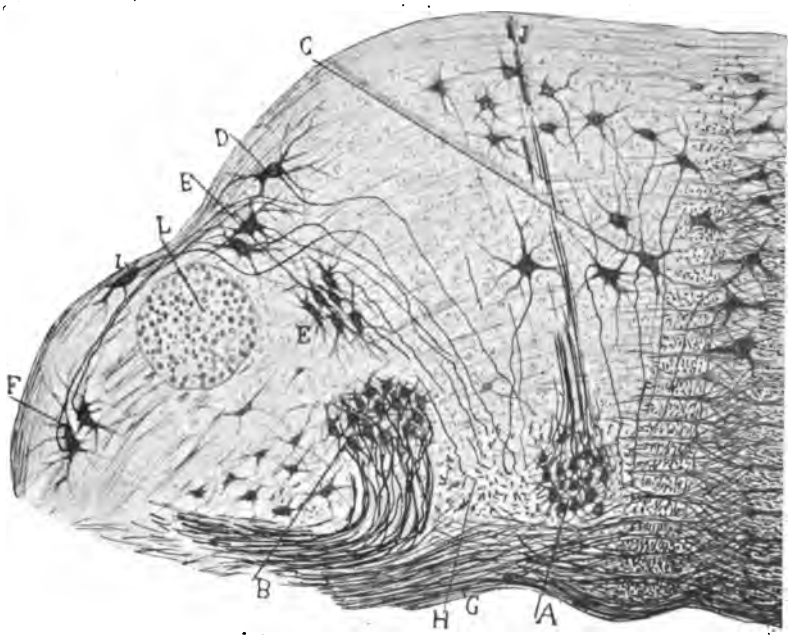


Fig. 4.—Corte del bulbo de un pájaro recién nacido.—Altura del foco del facial (B) y núcleo del motor ocular externo (A); C, neuronas caudales del núcleo magnocélular superior; D, E, F, pléyades del núcleo diseminado; H, vía del núcleo magno-celular superior; G, vía acústica cruzada; J, radiculares del motor ocular externo.

Los axones de la pléyade posterior marchan primeramente hacia adelante, por fuera de la oliva, tuercen luego para dirigirse hacia atrás, cruzando la substancia reticular gris, é ingresan, por fin, en la vía homolateral del núcleo magno-celular principal, situándose en el lado más externo de esta corriente. Menos largos los cilindros-ejes de la pléyade segunda ó preolivar, marchan flexuosos hacia atrás y adentro, alcanzando el mismo paradero. En fin, el destino final de los axones de la pléyade prefacial no ha podido ser establecido por la dificultad de perseguirlos al través del núcleo y de los haces radiculares del VII par y sobre todo por su relativa delgadez.

De las propiedades de las pequeñas y medianas neuronas de los focos reticulares, así como de los corpúsculos esparcidos por las regiones laterales del bulbo ó substancia reticular gris, nada seguro podemos consignar. El método del nitrato de plata colorea tales células muy tardíamente, cuando la complicación estructural es tan grande que es dificilísima la pesquisa de los axones.

Conclusión general. — En suma; de los datos precedentes resulta que los focos de la substancia reticular de las aves generan tres importantes vías en gran parte descendentes: *una contralateral* emplazada principalmente en el espesor del fascículo longitudinal posterior y formaciones próximas del muro fibrilar interno; *otra homolateral externa* muy importante situada en el muro fibrilar dorsal, es decir, en aquella formación dorsal de la substancia reticular gris que confina con la substancia gris del suelo ventricular; y en fin, otra *homolateral interna*, menos caudalosa, emplazada en diversos planos del *muro fibrilar interno*, por delante del fascículo longitudinal posterior.

La vía contralateral nace preferentemente del foco magno-celular inferior, mientras que la vía homolateral externa tiene sobre todo su origen en el núcleo magno-celular superior ó principal. En fin, la vía homolateral interna procede principalmente del núcleo del rafe y pléyades externas del foco magno-celular.

Por las relaciones que tales focos entablan con las colaterales de las vías sensitivas secundarias del trigémino, vago y glosofaríngeo, cabe estimarlos, de acuerdo con el dictamen de Kölliker, como centros reflejos, cuyo probable oficio es transmitir á los focos motores bulbares inferiores, así como á los medulares, los impulsos aferentes de los nervios sensitivos del bulbo. Bajo este aspecto, cabe comparar los núcleos reticulares al *foco intersticial* del fascículo longitudinal posterior (identificado por nosotros con el *núcleo de fibras descendentes* de este cordón descrito por Van Gehuchten en los peces). Entre ambas estaciones terciarias no existe más diferencia que, mientras el referido *núcleo intersticial*, emplazado en el cabo proximal del fascículo longitudinal posterior, conduce á los focos motores del mesocéfalo, del bulbo y médula espinal excitaciones visuales, los focos reticulares llevarían á los mismos impulsos sensitivos recolectados por los pares craneales de conducción centrípeta.

II

RADICULARES SENSITIVAS ENTRECRUZADAS DEL PNEUMOGÁSTRICO Y GLOSOFARÍNGEO

Opinión general es, recientemente confirmada por las investigaciones de van Gehuchten (*cromatolisis* de Nissl), que las radiculares motrices y sensitivas del vago y glosofaríngeo son exclusivamente homolaterales (1). Así, cuando se arrancan estos nervios, sólo el *foco dorsal* y el *ambiguo* del lado de la lesión, presentan signos de cromatolisis. También el método de la degeneración walleriana indirecta demuestra la monolateralidad de origen de las radiculares motrices (V. Gehuchten).

Y, sin embargo, es evidente, tanto en las aves como en los mamíferos la existencia de fibras radiculares que se cruzan en el plano mismo de su emergencia bulbar. Tales conductores decusados, demostrados hace tiempo por nosotros (2), con ayuda del método de Golgi (bulbo del ratón), confírmanse con el proceder del nitrato reducido, no sólo en el ratón, sino en el conejo, gato y perro recién nacidos ó en estado fetal. En general, revelan los mamíferos igual cantidad de fibras decusadas que el embrión de pollo y los pájaros recién nacidos. Casi todos los cortes en que se muestran radiculares del noveno par, las contienen, apareciendo dispuestas en manojos que penetran en el bulbo, íntimamente entremezcladas con las radiculares ordinarias motoras ó sensitivas. Al llegar al paraje en que las fibras comunes ú homolaterales ganan ya el foco dorsal, ya los haces longitudinales del cordón solitario, dichos manojitos cruzados continúan su itinerario hacia adentro, costean después la frontera dorsal de la substancia reticular y del fascículo longitudinal posterior, cruzan luego el rafe, y se pierden, en fin, en el otro lado, en la región terminal del nervio gloso-faríngeo contralateral.

Tales fibras cruzadas ¿son motrices ó sensitivas? En nuestras primeras investigaciones, nosotros les habíamos atribuído carácter motor, sospechando que emanaban del núcleo ambiguo contralateral. Mas la ausencia de cromatolisis en el opuesto lado á la lesión (V. Gehuchten), nos conduce, naturalmente, á pensar si no se tratará más bien de radiculares sensitivas decusadas, que pasado el rafe se incorporarían al fascículo solitario oposito-lateral. Esta presunción aparece confirmada en nuestros preparados de nitrato de plata reducido (gato, conejo, etc.), en una par-

(1) *V. Gehuchten*: Anatomie du systeme nerveux de l'homme, 4.ª edit., 1906.

(2) Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc. *Anal. de la Socied. españ. de Historja Natural*, 1895.

ticularidad muy expresiva. Conforme mostramos en la fig. 5, F, cada fascículo solitario recibe fibras, no sólo de la raíz del noveno par, sino también de algunos finos manojos que proceden del rafe y cuyo total itinerario no es posible seguir en un sólo corte á causa de su extremada longitud. Tales hacecillos, llegados de la línea media, representan, en nuestro sentir,

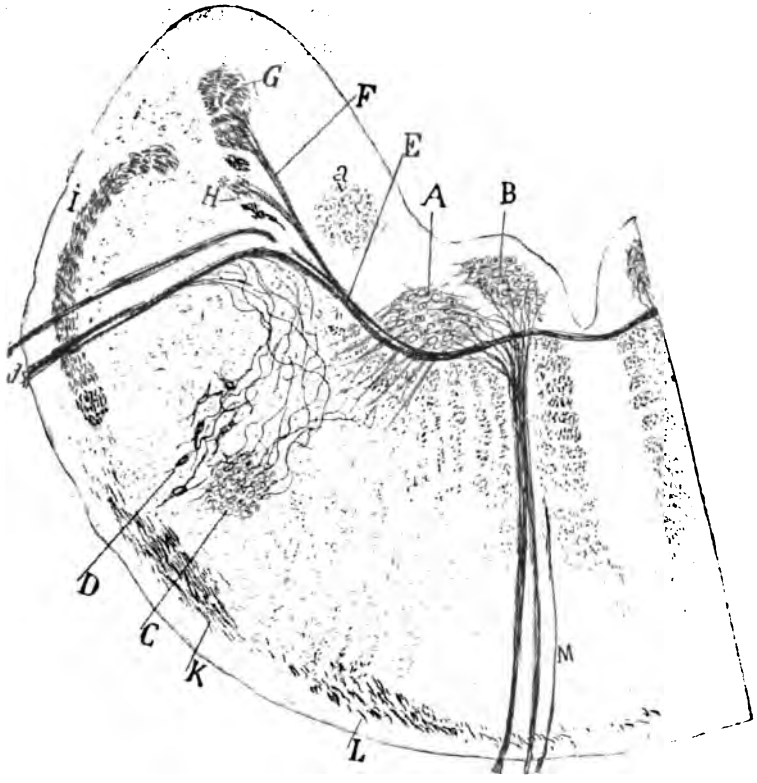


Fig. 5. — Corte transversal del bulbo del embrión de conejo. — A, B, focos interno y externo del nervio hipogloso; C, D, las dos pléyades del núcleo ambiguo; E, porción cruzada del vago-gloso-faríngeo; G, cordón solitario; H, paraje donde se hacen longitudinales las fibras cruzadas; J, radiculares del gloso-faríngeo y vago; I, trigémino.

la continuación de los conductores radiculares que en el opuesto lado marchan en dirección del rafe por el suelo ventricular (fig. 5, E).

En la fig. 5 damos el aspecto general ofrecido por la decusación en el bulbo del conejo, y en las figs. 6 y 7 añadimos algunos detalles referentes á la región donde se hacen longitudinales y descendentes, en el opuesto lado, las fibras decusadas del gloso-faríngeo y nervio de Wrisberg. Adviértase que en realidad existen, á la altura del foco del facial y en planos sub-

yacentes, dos vías longitudinales ó *cordones solitarios* anejos á los citados nervios sensitivos: uno *ventral* ó *interno*, emplazado en el límite postero-interno de la substancia reticular gris, en el paso mismo de las radiculares cruzadas (fig. 6, B) y constituído por haces sueltos dispuestos en serie oblicua; y otro cordón, *dorsal* ó *externo*, que representa el verdadero *fascículo solitario*, residente inmediatamente por dentro de los manojos de la raíz descendente y foco descendente del vestibular, y que consta de varios fascículos próximos ó ramificados en formación compacta (fig. 6, C). Ahora bien, la mayoría de las fibras cruzadas se hacen longitudinales en el fascículo solitario ventral y sólo una minoría marcha directamente á incorporarse al dorsal (fig. 6). De cuando en cuando, se advierten haces oblícuos que juntan ambas formaciones longitudinales (fig. 6, D), circunstancia reveladora de que en realidad los dos fascículos solitarios representan una misma vía sensitiva.

Como es natural, el aspecto del cruce de las dos citadas vías longitudinales, varía según los cortes. En los que pasan por debajo del foco del facial, el fascículo solitario dorsal se engrandece, al paso que aparece progresivamente más aislado y regular por la sucesiva disminución de las fibras descendentes del vestibular (fig. 7, D). A la altura de las olivas y comienzo del foco del hipogloso, el cruzamiento subsiste todavía (fig. 7, B). En tal paraje, los dos fascículos solitarios tienden á juntarse, y en fin, en la región del vago, la unidad de esta vía longitudinal se establece ó está á punto de establecerse.

Las mencionadas radiculares cruzadas nos parecen pertenecer en su inmensa mayoría al gloso-faríngeo y al intermediario de Wrisberg. En la región del vago existen también, pero sólo en sus planos más superiores. Conforme nos acercamos al límite inferior del hipogloso disminuyen, desapareciendo por completo en la proximidad del ganglio comisural, tanto en el gato como en el conejo.

En las aves, según mostramos en la fig. 8, D, estas fibras cruzadas se muestran también numerosas en las radiculares del gloso-faríngeo. En las del vago nos parecen faltar ó son muy poco abundantes. Su itinerario y paradero son iguales que en los mamíferos, aunque con algunas variantes que mostramos en la fig. 8. Como aparece en esta figura, la región del suelo ventricular del bulbo de las aves contiene varios haces longitudinales, cuyo conjunto reproduce el doble cordón solitario de los mamíferos. Estos cordonos blancos son: el *interno* ó *dorsal*, emplazado cerca del ventrículo y compuesto de varios manojitos, de dirección longitudinal algo variable (fig. 8, A); el *postero-externo*, dispuesto en lámina por detrás del foco vestibular descendente y en la inmediación de los focos acústicos (fig. 8, B), y el *antero-externo*, constituído por un macizo fibrilar

que limita por delante y por dentro el foco descendente vestibular (fig. 8, C). Todavía cabe añadir algunos hacecillos sueltos diseminados por el espesor de este último núcleo.

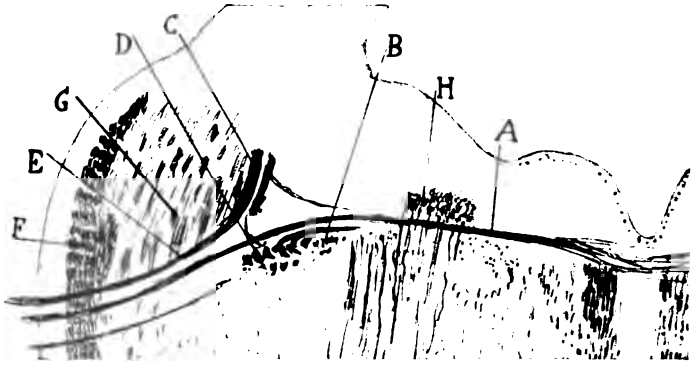


Fig. 6. — Feto de conejo. Región bulbar posterior. Corte frontal.—A, fibras cruzadas del gloso-faríngeo; B, cordón solitario anterior donde de preferencia se reunen las fibras cruzadas; C, fascículo solitario posterior; D, fibras que van de uno á otro fascículo; H, facial; G, ganglio descendente del vestibular; F, trigémino; E, radiculares del gloso-faríngeo.

El *cordón interno* y el *antero-externo* están exclusivamente formados por fibras homolaterales llegadas del gloso-faríngeo, mientras que el cor-

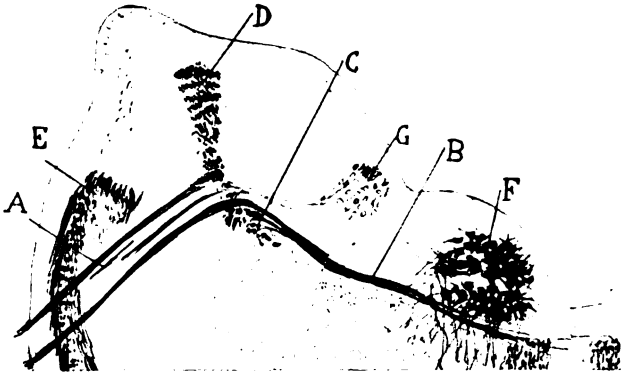


Fig. 7. — Corte bulbar á la altura del cabo superior del núcleo del hipogloso. Feto de conejo.—A, radiculares del gloso-faríngeo y acaso también del vago; B, fibras sensitivas cruzadas; C, fascículo solitario ventral ó anterior; D, fascículo dorsal; E, trigémino.

dón postero-externo y algún hacecillo suelto diseminado por el foco del vestibular constan de conductores cruzados (fig. 8, E).

Conforme los cortes bulbares de los embriones de pollo interesan pla-

nos más inferiores, las fibras decusadas disminuyen en número, al paso que se modifican la posición y forma de los tres cordones solitarios, que tienden á constituir una sola vía bien individualizada cuando el foco del vestibular descendente ha disminuído mucho. En fin, á la altura de las radiculares del vago, no aparecen ya fibras decusadas; si existen, deben ser escasísimas. En realidad, el cruce de los nervios pneumogástricos tiene lugar en el ganglio comisural.

De los datos precedentes resulta que el sistema radicular del vago y del gloso-faríngeo, posee dos entrecruzamientos: uno *inferior*, al nivel del *foco comisural*, y otro *superior*, situado en el mismo plano de emergencia de cada manojo radicular sensitivo. Naturalmente, las fibras de-

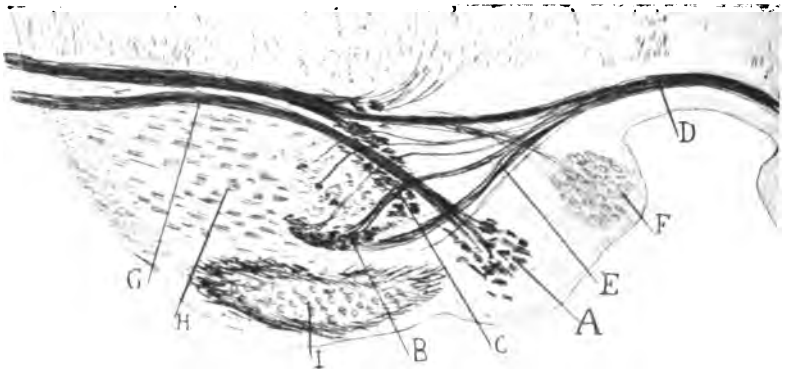


Fig. 8. — Corte transversal de bulbo de ave. Embrión de pollo del décimo día. — A, fascículo solitario dorsal ó interno; B, fascículo solitario antero-externo; C, fascículo solitario antero-interno; D, fibras cruzadas del gloso-faríngeo; E, fibras cruzadas que caminan al haz antero-interno; I, foco acústico; H, vestibular descendente; G, raíces del gloso-faríngeo; F, foco motor dorsal de éste.

cusadas en lo alto serían diferentes que las cruzadas en el ganglio comisural; y en todo caso, existiría un caudal considerable de radiculares sensitivas no decusadas, terminadas en la columna gris homolateral aneja al fascículo solitario.

En las aves, sólo el nervio de Wrisberg y el gloso-faríngeo (sobre todo éste) revelan radiculares sensitivas cruzadas, cuyo número acaso llega á la mitad ó más de las fibras homolaterales. En los mamíferos, además de buena parte de las radiculares de dichos nervios, se cruzan también probablemente algunos manojos sensitivos superiores del vago, los más alejados de la decusación del ganglio comisural. En el noveno par, el caudal de las fibras cruzadas llega también á la mitad ó cerca de la mitad de la totalidad de las radiculares sensitivas.

III

NÚCLEO DE EDINGER-WETSPHAL

El foco principal del motor ocular común aparece con extraordinaria claridad y elegancia en los embriones de ave y pájaros recién nacidos. En los cortes frontales del cerebro medio, este núcleo principal exhibe, según indicamos en otro trabajo (1), tres pléyades contiguas: la *principal* ó *inferior*, donde se originan las fibras cruzadas; la *pléyade superior externa*, y la *superior interna*. De estos dos acúmulos de substancia gris emanan las radiculares homolaterales.

El único punto dudoso que nos presenta el origen del tercer par es el referente á la significación de un conglomerado de células pequeñas emplazado por encima de las dos pléyades superiores, muy cerca del epéndimo, conglomerado que en las aves ofrece inusitado desarrollo. En nuestras primeras observaciones acerca de este núcleo no osamos establecer su homología. Mas hoy, después de haber analizado todas las pléyades de substancia gris aparecidas en el cerebro medio de los embriones de ave, y de compararlas atentamente con las correspondientes del embrión de conejo y ratón, nos hemos persuadido de que dicho conglomerado de diminutos elementos, no es otra cosa que el *foco de Edinger-Westphal* de los mamíferos. Hemos logrado también (y esto cierra definitivamente un largo debate acerca de la significación de este núcleo) demostrar con absoluta evidencia la penetración de los axones del foco que nos ocupa en las radiculares del nervio motor ocular común.

Según es sabido, las opiniones de los neurólogos, tocantes al carácter y conexiones del susodicho núcleo, distan mucho de ser concordantes. Recordemos que las investigaciones de Cassirer y Schiff (2) excluyeron á este núcleo de toda participación en las radiculares del tercer par. Siemerling y Boedeker (3), sin embargo, aunque con reservas, le atribuyeron colaboración efectiva en la formación de dicho nervio, dando por verosímil que sus fibras inervan los músculos intrínsecos del globo ocular. Más afirmativo todavía resulta Bernheimer (4), quien, lesionando en

(1) *Cajal:* Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario, etc. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo III, 1904.

(2) *Cassirer u. Schiff*: Beiträge zur Pathologie des chronisches Bulbärenkrankungen. *Arb. aus dens Ins. f. Anat. u Physiol.* Wien, 1896.

(3) *Siemerling u. Boedeker: Arch. f. Psychatrie.* Bd. 29, 1897.

(4) *Bernheimer:* Zur Kenntniss des Localisation im Kerngebiete des Oculo-motorius. *Wiener Klinik. Wochenschrift*, 1896.

el mono las radiculares del tercer par, ha logrado sorprender cromatolisis en las neuronas del *foco de Edinger-Westphal.*

Contra estos pareceres, se alzan posteriormente las observaciones experimentales de van Biervliet (1) y de van Gehuchten (2), para quienes, por lo menos en el conejo, las fibras radiculares del tercer par no recibirían contingentes de aquel foco, sino del núcleo principal, masa volu-

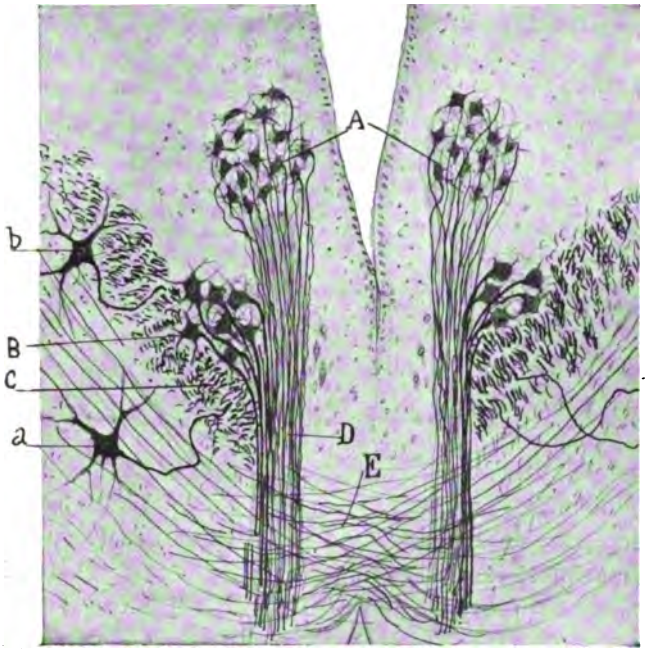


Fig. 9. — Corte frontal del mesocéfalo del embrión de pollo del 9.° día. La sección pasaba por el cabo anterior del núcleo principal de tercer par. — A, núcleo de Edinger-Westphal; B, cabo anterior de la pléyade supero-externa; D, fibras del núcleo de Edinger-Westphal incorporadas á las raíces del motor ocular común; C, fascículo longitudinal posterior; *a*, *b*, células del foco intersticial.

minosa de robustas neuronas, situadas á los lados del rafe y en la vecindad del fascículo longitudinal posterior.

En cuanto á nosotros, hemos permanecido en la duda tocante á la significación del de diminutas neuronas. Ni en los mamíferos, donde logramos impregnar sus células con el método de Golgi, ni en las aves, donde

(1) *Van Biervliet:* Le noyau d'origine du nerf oculaire commun chez le lapin. *La cellula*, 1899.

(2) *V. Gehuchten:* Recherches sur l'origine réelle et le trajet intracérébral des nerfs moteurs craniens. *Le Névraxe*, vol. V, 1906. Véase también su *Anatomie du système nerveux*, 4.ª ed., 1906, pág. 694 y siguientes.

las hemos coloreado por el nitrato de plata reducido, pudimos perseguir suficientemente los axones para averiguar con certeza su paradero. Todo lo más que hubimos de conseguir (1) fué la demostración de que semejantes cilindros-ejes, después de un curso variable dentro del foco, emergen por su parte inferior, aproximándose al rafe y marchando en dirección dorso-ventral.

Estas dificultades analíticas, motivadas de una parte por la delgadez de los axones del núcleo de Edinger-Westphal, y de otra por la extrema longitud de su curso, que suele obscurecerse al llegar aquéllos á la trama del foco principal del tercer par, se desvanecen por fortuna en los embriones de pollo convenientemente tempranos; es decir, del séptimo al noveno día de la incubación. En estos embriones el plan estructural se simplifica, el curso de las fibras se acorta, y, por una feliz singularidad, los axones finos adquieren mayor espesor que en las fases ulteriores del desarrollo.

Como aparece en la fig. 9, A, los cortes favorables al examen son los que pasan á través del cabo anterior de la masa principal del núcleo del tercer par ó algo por delante de ésta. En tales secciones, la pléyade ó foco inferior ha desaparecido, quedando no más los extremos frontales de las pléyades superiores. El fascículo longitudinal posterior, muy disminuído, comienza á recibir alguna fibra del núcleo intersticial. En lo alto, junto al acueducto de Silvio, destacan los núcleos de Edinger-Westphal, algo empequeñecidos y separados de las pléyades de gruesas neuronas motrices por un espacio de substancia gris subventricular. Sus células, de mediano tamaño y provistas de retículo relativamente pobre (A), emiten dentro del foco delgadas, flexuosas y enredadas dendritas. En fin, sus axones, pálidos en su arranque, más obscuros y recios después, ganan reunidos en hacecillos finos la citada faja gris intermediaria y abordan el plano del foco principal (D). Una vez allí, varias fibras radiculares, acaso la mayoría, pasan por delante del cabo frontal de este núcleo; otras se insinúan en el espacio mediante entre ambas dos pléyades superiores del mismo. Todas, en fin, generan haces que ingresan en los fascículos radiculares del motor ocular común. Este ingreso se reconoce con tal claridad, que ninguna indecisión es permitida. Los cortes horizontales del cerebro medio enseñan que dichos contingentes de axones finos nacidos

(1) *Cajal:* Asociación del método del nitrato de plata con el embrionario, etc. *Trab.*, etc., tomo III, 1901. Véanse las figuras 2, E y 10, B de este trabajo, en que el citado foco se considera, aunque dudosamente, como el *dorsal de la calota* de las aves. Hoy estamos ciertos de que el núcleo representado en estas figuras es el de Edinger-Westphal, de los mamíferos. También Mesdag reproduce recientemente este foco con el nombre de *núcleo accesorio*, aunque sin dar la demostración de su naturaleza ni de su participación en las radiculares del tercer par.

en el foco de Edinger-Westphal, marchan por los haces más frontales del tercer par.

Colaterales de la comisura posterior para los núcleos motores oculares. — Que las pléyades neuronales de los focos del motor ocular y patético reciben colaterales de las vías inmediatas y singularmente del fascículo longitudinal posterior, es un hecho demostrado hace tiempo por Kölliker, Held, nosotros, van Gehuchten, etc. Sobre este punto nada interesante podemos añadir. Consignaremos solamente que tales colate-

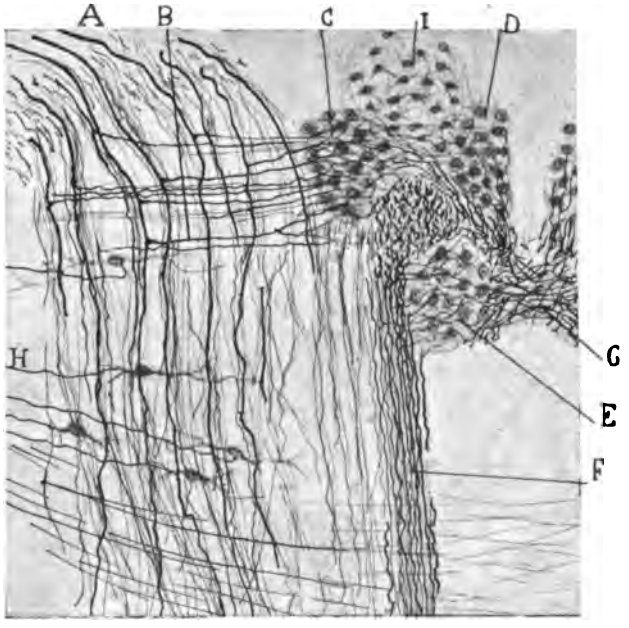


Fig. 10.—Corte casi horizontal de la región del motor ocular común. Embrión de pollo del 9.° día.—A, fibras gruesas que bajan del ganglio de células colosales de la comisura posterior; B, colaterales de estas fibras para el foco del motor ocular común; C, pléyade externa y superior de este núcleo; D, pléyade supero-interna; E, pléyade inferior; F, fascículo longitudinal posterior; I, foco de Edinger-Westphal; H, axones de células de la substancia reticular de la calota.

rales aparecen con gran claridad en los embriones de ave, cuando las impregnaciones son intensas, reconociéndose también que buena parte de las fibras del fascículo longitudinal posterior acaban, mediante ramificaciones, en el espesor del foco principal del tercer par (fig. 10, E).

Pero, además, preséntase en dichos embriones un importante contingente de colaterales llegado de fibras nacidas en el foco de la comisura posterior. Como tales colaterales, así como las neuronas de que proceden, se reconocen con gran claridad en los embriones de ave (en los mamíferos

éste estudio está rodeado de grandes dificultades), no estará demás puntualizar aquí algunos detalles (fig. 10, B).

En las aves, según resulta de los trabajos de mi hermano (1), la comisura posterior es una vía visual cruzada, de compleja composición, pero donde dominan fibras descendentes cuyas células de origen yacen en el techo del tubérculo cuadrigémino anterior, dentro de la esfera de influen-

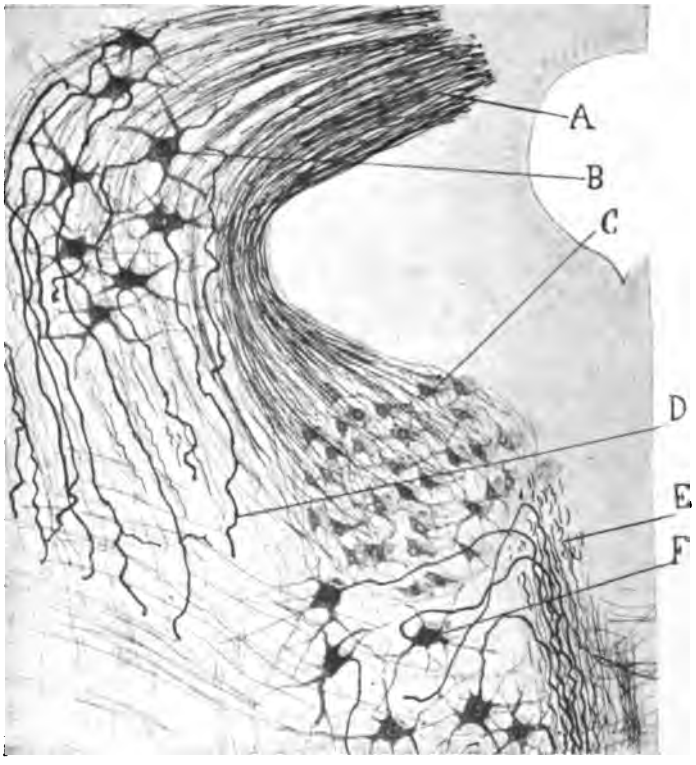


Fig. 11.—Corte frontal del cerebro medio que pasa por delante del núcleo del motor ocular común. Embrión de pollo del 9.° día. — A, comisura posterior; B, foco de células gigantes de la comisura; C, foco de Darkschewitsch ó de pequeñas células; D, axones del foco comisural externo; F, células del núcleo intersticial ó superior del fascículo longitudinal posterior; E, fascículo longitudinal posterior.

cia de las fibras retinianas. A parecida conclusión hemos llegado nosotros en nuestros estudios sobre la estructura de los tubérculos cuadrigéminos y comisura posterior de los mamíferos (2), reconociendo que la comisura posterior procede de gruesas células multipolares de la corteza

(1) *P. Ramón:* Centros ópticos de las aves. *Rev. trim. micrógr.*, tomo III, 1898.

(2) *S. R. Cajal:* Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados, tomo II, pág. 765, 1904.

del tubérculo proximal y que sus axones, una vez cruzados por encima del acueducto, se hacen descendentes, suministrando numerosas colaterales á un núcleo especial : el *foco de la comisura posterior*.

Comencemos por consignar algunos datos sobre este ganglio de la comisura. Según aparece en la fig. 11, B, C, en las aves el *foco de la comisura posterior* es doble. Comprende un *núcleo externo* ó de células gigantes, y un *núcleo interno* ó de neuronas menudas.

Núcleo de células gigantes (fig. 11, B).—Reside por fuera del núcleo interno, entre los haces diseminados y curvilíneos más extensos de la comisura, por encima y delante de la porción calotal de la vía óptica refleja. Sus neuronas, muy semejantes á las del núcleo intersticial del fascículo longitudinal posterior, afectan forma estrellada y están provistas de axon robusto, que destaca por su inusitado grosor de todas las fibras constitutivas de la comisura. Este cilindro-eje, después de alguna revuelta inicial, dirígese hacia abajo y constituye con sus congéneres, á distancia más en igual dirección que el fascículo longitudinal posterior, una vía óptica descendente de tercer orden, emplazada en el macizo de substancia blanca, que algunos autores designan *fascículo longitudinal lateral*.

Ahora bien, de estos robustos axones descendentes diseminados, proceden numerosas colaterales que se ramifican en las pléyades del foco principal del motor ocular común. Según mostramos en la fig. 10, B, tales colaterales son gruesas, nacen en ángulo recto y, reunidas en manojos, dirígense hacia adentro para abordar de preferencia las pléyades superiores del mencionado núcleo. En la fig. 10, A, no aparece el origen de los recios conductores de que nacen las colaterales que nos ocupan; pero la fig. 11, que reproduce á mayor aumento una sección oblicua y más dorsal de la región de la comisura, permite reconocer que tales axones colosales no son otra cosa que los brotados en las voluminosas neuronas del foco comisural externo.

Núcleo de células pequeñas (fig. 11, C).—Correspondiente, con toda verosimilitud, al núcleo de Darkschewitsch de los mamíferos, este foco es muy voluminoso en las aves, residiendo por delante de la región del motor ocular común y en los cortes en que el *foco intersticial* ó ganglio del fascículo longitudinal posterior (fig. 11, F) aparece en todo su apogeo. Sus neuronas, bastante apretadas, son pequeñas, fusiformes ó triangulares, y exhiben finas y pálidas dendritas. Entre las células de este foco habita un plexo nervioso complicadísimo, constituído por la ramificación y terminación de infinidad de fibras medianas y finas continuadas con la comisura posterior. Los manojos internos de esta vía transversal, es decir, más de un tercio del total contingente comisural, acaban en

dicho núcleo, que debe estimarse como una estación visual de tercer orden. En cuanto á los axones del foco de Darkschewitsch ó interno de la comisura, no hemos podido, á causa de su delgadez y de su trayecto intrincado, perseguirlos con certeza. Nos ha parecido, sin embargo, que se dirigen hacia abajo y atrás y generan un sistema de fibras finas situado en la substancia reticular vecina del fascículo longitudinal posterior. De todos modos, este punto exige todavía nuevas y más profundas investigaciones.

(*Continuará*).

Madrid. Universidad
Laboratorio
de investigaciones biologicas.
Trabajos.
M3
v.6-7
BIOLOGY LIBRARY G
AUG 24 1925
Mudgett
AUG 24 1925
JAN 27 1936
OCT 26 1935
Craig.
JAN 20 1936
Craig
2 1936
FEB 17 1936
Craig
MAR 13 1936

275025
GH301
Madrid
M3
v.6-7
v.6-7
BIOLOGY LIBRARY G

UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY